Univ of
Toronto
Library

BINDING LIST MAR 2

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/recherchessurles00doui

RECHERCHES

SUR LES

MARCHANTIÉES

I

RECHERCHES

SUR LES

MARCHANTIÉES

PAR

ROBERT DOUIN

DOCTEUR ÈS-SCIENCES

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES

Préparateur à la Sorbonne

194216
12.2.25

NEMOURS

IMPRIMERIE NEMOURIENNE, HENRI BOULOY

—

1920

A mon Père

Monsieur Ch. DOUIN

Professeur honoraire au Lycée de Chartres.

Témoignage d'affection et de gratitude.

A mon Maître

Monsieur le Professeur Gaston BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

Hommage respectueux et reconnaissant.

INTRODUCTION

Depuis le remarquable mémoire de Mirbel, publié en 1835, sur le *Marchantia polymorpha*, l'étude des Marchantiées, qui forment le groupe le plus différencié des Hépatiques, a été reprise en détails par divers auteurs et principalement par Leitgeb. On peut presque dire que tous les autres auteurs, qui se sont occupés des Hépatiques de ce groupe, aussi bien en étudiant leur développement et leur structure qu'en établissant une classification, ont admis les idées de Leitgeb et sont sensiblement d'accord entre eux. Il pouvait donc sembler au premier abord que les Marchantiées ne pouvaient guère faire l'objet d'un nouveau travail.

Et cependant, lorsqu'on se propose de vérifier avec soin les assertions de Leitgeb et des auteurs qui l'ont suivi, on s'aperçoit que dans les descriptions de ces végétaux se trouvent certaines erreurs importantes qui, pour la plupart, sont dues à ce que ces savants ont reproduit sans vérification des observations erronées. Il en résulte que l'étude des Marchantiées est entièrement à reprendre et que loin de constituer un sujet épuisé, l'examen détaillé de ce groupe peut, au contraire, donner lieu à de nouvelles recherches intéressantes.

C'est cette étude qui fait l'objet du présent Mémoire.

J'envisage successivement dans ce travail le point végétatif et la ramification du thalle, le développement et la constitution des appareils mâles et femelles et la morphologie comparée de leur origine. Grâce à l'étude suivie de l'évolution de ces organes et en y ajoutant l'étude critique des caractères utilisés par les auteurs, je montre quelles sont les diverses imperfections du classement actuel des Marchantiées. Je propose alors une nouvelle classification fondée sur des caractères précis et constants et je termine en l'appliquant à la détermination des genres.

L'idée de cette étude m'a été donnée par mon père, qui m'a guidé au cours de ces recherches et m'a fait profiter de sa longue expérience des Muscinées. Qu'il me permette de lui en exprimer ici ma profonde reconnaissance.

Ce travail, commencé en 1912 et interrompu par la guerre, a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau sous la direction de M. le Professeur Gaston Bonnier, dont les conseils éclairés et les encouragements ne m'ont jamais fait défaut et à qui je tiens à témoigner ma plus vive gratitude.

M. le Professeur Molliard, M. Léon Dufour, Directeur-adjoint du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, M. R. Combes, Maître de Conférences à la Sorbonne, M. H. Coupin, chef des Travaux Pratiques et M. l'abbé E. Licent voudront bien me laisser les remercier ici des précieux conseils qu'ils m'ont donnés.

Enfin, je tiens à adresser mes plus vifs remerciements à tous les botanistes qui ont eu la complaisance de m'envoyer des Marchantiées. Ce sont : Miss C. Haynes, MM. Charrier, Corbière, Culmann, Dismier, Nicholson et Trabut.

RECHERCHES

SUR LES

MARCHANTIÉES

CHAPITRE I

LE THALLE DES MARCHANTIÉES

I Constitution.

On sait que le thalle des Marchantiées est constitué par une région médiane épaisse appelée *nervure,* de part et d'autre de laquelle se trouvent des parties minces, qui sont les *ailes*. La partie supérieure du thalle est formée par les *chambres aérifères* qui communiquent avec l'extérieur par des *stomates* spéciaux. Sous la partie inférieure compacte et généralement sous la nervure naissent les *poils absorbants* et les *écailles protectrices*.

II. Point végétatif.

Au fond du petit sinus formé par les deux lobes terminaux du thalle, se trouve le point végétatif protégé par les languettes des écailles ventrales qui se recourbent au-dessus de lui. C'est par le fonctionnement de ce point végétatif que

le thalle s'accroît et d'après Kny (1), il serait formé de cellules placées horizontalement l'une à côté de l'autre : « *Das Vorderende des fortwachsenden flachen Zellkörpers nehmen eine Anzahl einander in Form und Art der Theilung gleiche Randzellen ein.* »

Leitgeb, dans ses *Marchantiaceen* (2) a exposé les mêmes idées que Kny et admis aussi une sorte de crête végétative terminale *(Scheitelkante).*

Cavers (3), qui a étudié plus récemment le point végétatif du thalle du *Fegatella*, a écrit : « *The growing-point of each branch is occupied by a transverse row of actively-dividing cells, lying nearly in the plane of the ventral surface of the thallus.* »

Bolleter (4), dans sa monographie du *Fegatella*, a émis des idées contradictoires. Après avoir admis la possibilité des « *gleiche Randzellen* » de Kny, dont il donne une explication plutôt ambiguë, il parle ensuite de l'accroissement du thalle par le fonctionnement d'une cellule initiale en forme de coin.

Schiffner (5), Müller (6), Casarès-Gil (7), ont repris et exposé les idées de Kny et de Leitgeb.

Ch. Douin (8) a montré l'impossibilité de l'existence de

(1) Kny L. Ueber ächte und falsche Dichotomie in Pflanzenreiche *(Bot. Zeit.*, 1872, S. 699).

(2) Leitgeb H. Untersuchungen über die Lebermoose, Heft VI. Die Marchantiaceen und allgemeine Bemerkungen über Lebermoose (158 S., 4°, mit 11 lith. Taf. Graz, 1881).

(3) Cavers F. On the structure and biology of *Fegatella conica (Annals of Botany*, Vol. XVIII, n° LXIX, January, 1904).

(4) Bolleter E. *Fegatella conica* (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie *(Bot. Centralblatt*, Leipzig, Beihefte XVIII, 1905, Abt. 1, p. 327-408, mit 2 Taf.).

(5) Schiffner V. Die Lebermoose (in Engler und Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Leipzig, 1909).

(6) Müller K. Die Lebermoose Deutschlands, Œsterreichs und der Schweiz (in D. L. Rabenhorst's *Cryptogamen Flora*, Leipzig, 1906-1911).

(7) Casares Gil. Hepaticas (in *Flora Iberica*, Museo nacional de ciencias naturales, Madrid, 1909).

(8) Douin Ch. Le capitule du *Marchantia polymorpha* expliqué par Leitgeb et ses disciples *(Rev. Gén. de Bot.*, T. XXXII, p. 57-71, 1920).

plusieurs initiales placées côte à côte et se cloisonnant toutes sur leur quatre faces inférieure, supérieure et latérales : « *La présence d'une telle crête végétative fonctionnant comme le dit Müller ne pourrait aboutir qu'à un développement désordonné du thalle.* »

Il me semble de toute évidence que, par suite du fonctionnement de chaque cellule initiale donnant naissance à autant de massifs cellulaires, qui iraient toujours en grandissant, ces initiales ne peuvent pas exister côte à côte ; les initiales centrales rejetant de côté les latérales, il en résulterait un thalle en éventail.

J'ai pu vérifier la non-existence d'une telle rangée de cellules initiales par l'examen de coupes en séries faites sur des extrémités de thalles stériles. Il y a effectivement *une seule cellule initiale* et ce sont des erreurs d'interprétation qui ont amené les auteurs précités à envisager le point végétatif comme formé de plusieurs initiales. Ils ont à tort considéré comme telles les cellules provenant du cloisonnement latéral de la véritable et unique initiale.

Il est d'autre part vraisemblable, sinon certain, que c'est l'étude de thalles présentant un début de bifurcation et montrant un ou deux petits lobes médians, qui a fait naître chez Kny, Leitgeb, etc. l'hypothèse d'un point végétatif formé par une rangée horizontale d'initiales ou *Scheitelkante* (Pl. 18, Phot. II).

L'initiale a une forme de coin élargi et se cloisonne sur ses quatre faces supérieure, inférieure et latérales.

La photographie I de la planche 17 représente une coupe axiale dans l'extrémité du thalle du *Lunularia vulgaris* Mich. ; elle montre l'initiale sectionnée longitudinalement et les cloisonnements de ses faces inférieure et supérieure ; les coupes voisines de celle qui est figurée, aussi bien celles de droite que celles de gauche n'offrent aucune cellule de cette sorte.

Sur la photographie II, on voit un point végétatif coupé horizontalement ; le sinus du thalle est très étroit au sommet où se trouve l'initiale et cette simple vue montre bien qu'il n'y a pas place pour des « *gleiche Randzellen* » ; l'initiale apparaît de forme trapézoïde ainsi que les cellules provenant de ses cloisonnements latéraux.

J'ai fait les mêmes constatations sur les thalles du *Marchantia polymorpha* L., du *Reboulia hemispherica* R. et du *Plagiochasma rupestre* Forster (Pl. 20, Phot. II).

En résumé, *le raisonnement et l'observation sont d'accord pour affirmer que le thalle des Marchantiées ne s'accroît que par une seule cellule terminale formant son point végétatif.*

III. Ramification.

La ramification du thalle des Marchantiées n'est pas aussi simple qu'on le croit généralement ; elle présente des modes fort différents les uns des autres et très intéressants comme on en pourra juger plus loin.

Leitgeb (1) distingue deux sortes de ramifications : la ramification par bifurcation du sommet végétatif et la ramification par pousses ventrales.

Schiffner (2) n'a observé aussi que deux ramifications : « *die* (*le thalle*) *sich entweder dichotom oder durch nahe dem Scheitel entstehende Ventralsprossen verzweigt.* »

Müller (3) ne signale aussi que la dichotomie et la ramification ventrale.

Cavers (4) a décrit dans le *Fegatella* la ramification normale qu'il a appelée « *apical branching* » et Bolleter (5) n'a

(1) Leitgeb H. *loc. cit.*
(2) Schiffner V. *loc. cit.*
(3) Müller K. *loc. cit.*
(4) Cavers F. *loc. cit.*
(5) Bolleter E. *loc. cit.*

remarqué dans la même plante que les ramifications dichotomique et ventrale.

J'ai partagé en trois groupes les différentes sortes de ramifications que j'ai observées. Ce sont : *les ramifications par bifurcations successives au moyen d'un point végétatif qui se divise en deux autres*, ceux-ci se divisant à leur tour, etc. ; *les ramifications ventrales* et *les ramifications dorsales au moyen de nouveaux points végétatifs*.

A. — Ramifications par bifurcations successives.

1° *Bifurcation normale ou à branches égales.* — C'est la ramification indiquée par les auteurs et qui se rencontre dans toutes les Marchantiées. Elle se produit de la façon suivante : la cellule initiale du thalle se dédouble en deux initiales distinctes qui fonctionnent toutes deux comme

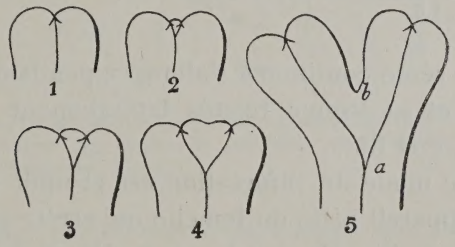


Fig. 1 à 5. — Différents stades du développement d'une bifurcation à branches égales. Gr. 1,5.

elle. Par suite de leurs cloisonnements, on voit apparaître au fond du sinus terminal un petit lobe (fig. 2), de forme plus ou moins arrondie. C'est la vue de ce stade de la bifurcation qui a amené les auteurs à considérer le point végétatif du thalle comme formé par une rangée horizontale d'initiales.

Le petit lobe moyen grandit peu à peu (fig. 3), puis laisse apparaître en son sommet un sinus (fig. 4) qui va s'accentuant : c'est l'indice que la bifurcation va devenir effective et donner deux branches séparées (fig. 5) qui vont s'allon-

ger, puis se bifurquer à leur tour. Le *Plagiochasma rupestre* montre de beaux exemples de cette ramification qui lui est habituelle.

2° *Bifurcation à branches inégales.* — Ce type de ramification est fréquent chez le *Preissia commutata* Ldbg. et le *Marchantia polymorpha*. Comme dans le cas précédent, il se produit une bifurcation de thalle, mais des deux branches

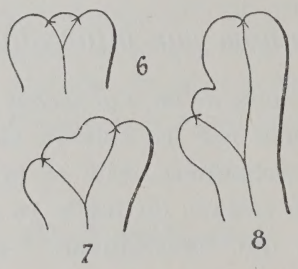


Fig. 6 à 8. — Différents états du développement d'une bifurcation à branches inégales. Gr. 1,5.

formées, une seule continue à s'allonger pendant que l'autre s'arrête vite et se trouve rejetée latéralement par la première (fig. 6, 7 et 8).

Parfois, ce mode de bifurcation est produit par la naissance d'un appareil mâle ou femelle qui arrête ainsi le développement de la branche qui le porte. On en voit de beaux exemples dans le *Fegatella,* le *Marchantia* et le *Lunularia.* Chez ce dernier, on est frappé par l'alternance curieuse des appareils mâles ou femelles. Sur la fig. 9, on voit un début de bifurcation et deux points végétatifs *a* et *b* séparés par le petit lobe moyen. Le point végétatif *a* s'arrête par suite de la formation d'un jeune appareil mâle ou femelle (femelle dans les schémas figurés), tandis que le point végétatif *b* continue à fonctionner ; il donne un thalle formé par les lobes 2 et 3 qui ne tarde pas à se mettre dans le prolongement du thalle primitif, pendant que le jeune appareil femelle se trouve rejeté à gauche (fig. 10). Le thalle constitué

par les lobes 2 et 3 se bifurque (fig. 11) et l'on a encore deux nouveaux points végétatifs b' et b'' ; l'un deux b'' va cesser de fonctionner par suite de la naissance d'un nouvel appareil femelle. Pendant ce temps, le point végétatif b' va continuer à produire de nouvelles cellules : il en résulte un thalle 3-4 qui va se mettre dans le prolongement du thalle primitif et rejeter latéralement sur la droite le deuxième appareil femelle (fig. 12). Le thalle 3-4 va se bifurquer à son tour et les mêmes faits vont continuer à se produire de la même façon. Il peut y avoir jusqu'à cinq ou six appareils mâles ou

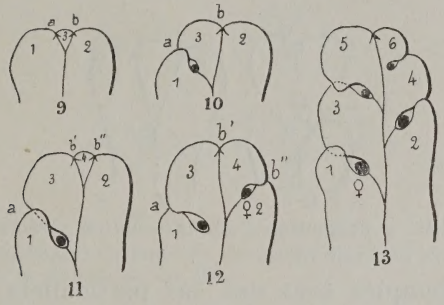


Fig. 9 à 13. — Bifurcation à branches inégales d'un thalle du *Lunularia* montrant comment les appareils femelles sont rejetés alternativement à droite et à gauche. Gr. 1,5.

femelles (fig. 13) et même davantage, qui sont ainsi rejetés alternativement à droite et à gauche d'une façon tout à fait régulière.

On peut voir de telles bifurcations à branches inégales dans le *Fegatella* (fig. 30 et 31) et le *Marchantia* (fig. 32), mais, dans ces deux cas, on n'observe plus aucune régularité dans le rejet latéral des appareils mâles ou femelles qui sont assez souvent groupés d'un même côté.

3° *Bifurcation arrêtée et soudée.* — La bifurcation arrêtée n'est, en réalité, qu'une bifurcation normale *arrêtée* dans son développement. Un petit lobe médian apparaît entre les deux nouveaux points végétatifs (fig. 15) ; ce petit lobe

grandit, parfois jusqu'à atteindre presque la largeur normale du thalle (fig. 16), mais alors les deux points végétatifs cessent de fonctionner. On peut observer fréquemment la bifurcation arrêtée sur les thalles stériles du *Marchantia polymorpha*, du *Lunularia* et du *Fegatella*.

Les pédoncules à deux sillons sont, avec juste raison, considérés comme formés de deux thalles ; ils proviennent d'une bifurcation dont les deux branches ont continué à s'allonger tout en restant intimement *soudées*. Il y a parfois ainsi plusieurs bifurcations, dont toutes les branches restent soudées et ne montrent au dehors que des lobes arrondis.

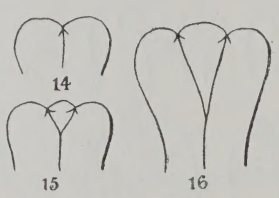


Fig. 14 à 16. — Formation d'une bifurcation arrêtée. Gr. 1,5.

Ces deux exemples sont des cas particuliers de la bifurcation arrêtée : on peut les appeler *bifurcations soudées* et celles-ci ne sont pas rares dans le *Marchantia polymorpha* (fig. 32) et le *Fegatella* (fig. 30) ; c'est le mode de bifurcation habituel des capitules des Marchantiées Lobées (Voy. classif. chap. V).

4° *Bifurcation contrariée*. — J'ai appelé ainsi un mode de bifurcation que l'on rencontre communément dans les genres *Peltolepis*, *Sauteria* et *Exormotheca*, mais qui peut aussi se rencontrer ça et là chez les autres (*Marchantia*, *Reboulia*, etc.).

Lorsqu'un appareil femelle naît à l'extrémité d'un thalle, le point végétatif de celui-ci, situé au-dessus de l'appareil, se dédouble, mais le développement de ce dernier *contrarie* la formation du lobe moyen habituel ; il se forme de part et d'autre de l'appareil fructifère deux petits lobes séparés

c et *d* (fig. 18), qui s'allongent respectivement avec les lobes *a* et *b* du thalle primitif par suite des cloisonnements répétés des deux nouvelles initiales (fig. 19 et 20).

Les deux branches de la bifurcation peuvent s'accroître plus ou moins, en même temps que se développe l'appareil fructifère (fig. 28 et 29), ou même l'appareil mâle (fig. 27 et 35). Sur la figure 27, la bifurcation est contrariée par une pousse subflorale.

Ce mode de bifurcation se distingue très facilement de la bifurcation normale comme le montrent les figures 5 et 20.

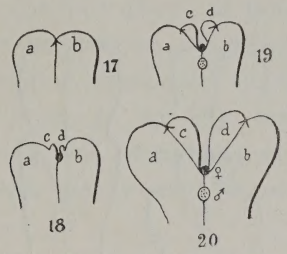


Fig. 17 à 20. — Différents stades du développement d'une bifurcation contrariée dans le *Peltolepis*. Gr. 3.

Dans la première, la bifurcation, qui commence en réalité en *a*, ne devient effective qu'en *b* par la séparation des deux branches qui la composent ; dans la deuxième, la bifurcation est de suite effective et commence dès le début de cette bifurcation, ce qui donne au thalle un faciès asymétrique qui passe inaperçu dans la bifurcation normale.

B. — Ramifications ventrales.

J'ai distingué dans ce groupe les *ramifications subterminales* par naissance d'un nouveau point végétatif qui, se substituant à l'ancien, arrête plus ou moins vite le fonctionnement de celui-ci placé au-dessus et les *ramifications ventrales proprement dites*, qui résultent de la formation de nouveaux points végétatifs fonctionnant conjointement avec le premier.

Aux premières appartiennent les pousses subapicales, florifères (appareils mâles et femelles pédonculés) et subflorales ; aux deuxièmes, les pousses ventrales proprement dites et les pousses bulbifères.

1° *Pousses subapicales.* — C'est un type de ramification qui n'est pas rare dans les genres *Marchantia, Lunularia, Reboulia,* etc. A son début, une pousse subapicale se présente avec l'apparence d'une bifurcation normale, je dis apparence, car il n'y a pas eu bifurcation du point végétatif. En effet, l'absence en *a* et *b* (fig. 21) des écailles protectrices

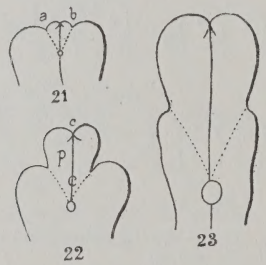


Fig. 21 à 23. — Formation d'une pousse subapicale à l'extrémité d'un thalle du *Marchantia.* Gr. 1,5.

de toute initiale suffit pour affirmer qu'il n'y a pas de sommet végétatif en ces deux points ; mais, par contre, au sommet du lobe médian, on voit bientôt apparaître en *c* un point végétatif recouvert de ses écailles protectrices (fig. 22), c'est celui de la pousse subapicale *p* qui se développe entre les deux lobes du thalle primitif qu'elle repousse latéralement ; elle finit par se mettre dans le prolongement de ce thalle dont elle semble être la continuation (fig. 23), attendu que les deux parties concaves et rentrantes que l'on voit de chaque côté finissent par disparaître peu à peu.

La pousse subapicale n'a rien de commun avec l' « *apical branching* » de Cavers (1) dont j'ai parlé. En effet, si les

(1) Cavers F. *loc. cit.*

figures qu'il a données (Pl. VI, fig. 1 à 7 de son mémoire) représentent bien différents états d'une pousse subapicale bifurquée, ses explications sont toutefois inexactes, car il a cherché l'origine de ces aspects du thalle dans des divisions répétées du sommet végétatif.

On trouvera plus loin un exposé détaillé du développement des pousses du *Fegatella*.

2° *Pousses subflorales*. — Dans toutes les Marchantiées, à pédoncule sillonné, les appareils mâles et femelles se développent à l'extrémité du thalle stérile qui cesse plus ou moins vite de s'accroître ; souvent alors, un nouveau point végétatif prend naissance au-dessous et développe un nouveau thalle qui est une *pousse subflorale*. Ce thalle, d'abord très étroit s'élargit peu à peu (*s*, fig. 33), mais le plus souvent assez brusquement (fig. 26), atteignant ainsi très vite la largeur normale du thalle stérile dans le prolongement duquel il vient se placer.

Les pousses subflorales, fréquentes dans certains genres (*Bucegia, Preissia, Reboulia,* etc.) sont rares ou exceptionnelles chez d'autres (*Marchantia polymorpha* par exemple). Ce sont, en résumé, des pousses ventrales subterminales naissant au-dessous d'un appareil mâle ou femelle.

3° *Pousses floriflères*. — Ces pousses qui peuvent être *fructifères* (appareils femelles) ou *anthéridifères* (appareils mâles pédonculés) se rencontrent dans les Marchantiées sillonnées (Voy. chap. V), chez lesquelles — contrairement aux idées en cours — les appareils femelles et les appareils mâles pédonculés ne sont jamais la suite directe du thalle, attendu qu'ils sont dus à un point végétatif spécial. C'est la raison pour laquelle j'ai fait de ces pousses florifères des pousses spéciales que je ne mentionne ici que pour mémoire, puisque l'étude de leur origine et de leur développement sera exposée dans le chapitre suivant de ce travail.

De même que les pousses subflorales, les pousses florifères sont des pousses ventrales subterminales.

Les appareils mâles du *Lunularia* et du *Fegatella* qui sont sessiles et les appareils femelles du *Lunularia* dont le

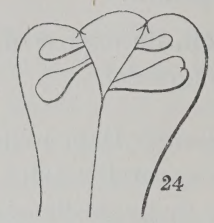


Fig. 24. — Pousses ventrales du *Dumortiera* (thalle vu par dessous). Gr. 1,5.

pédoncule n'est pas sillonné sont aussi des pousses ventrales subterminales.

4° *Pousses ventrales proprement dites.* — Les pousses ventrales se rencontrent chez toutes les Marchantiées, qui utilisent ce moyen de multiplication et remplacent ainsi la

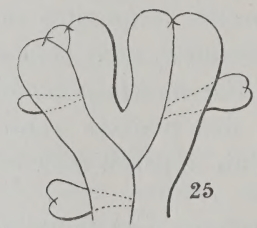


Fig. 25. — Pousses ventrales du *Reboulia* (thalle vu par dessus). Gr. 1,5.

ramification normale, lorsque le point végétatif du thalle stérile ne peut plus fonctionner utilement. Il se forme, en divers points sous la nervure, de nouvelles initiales qui donnent naissance à autant de thalles.

J'ai observé des pousses ventrales dans la plupart des Marchantiées (*Reboulia, Marchantia, Plagiochasma, Sauteria, Dumortiera,* etc.). La figure 24 montre, chez le *Dumortiera hirsuta* Sv. vu par dessous, quatre pousses ventrales ; dans la figure 25, on voit trois de ces pousses, qui se sont

produites dans une culture de *Reboulia*, dont les thalles trop entassés ne pouvaient plus s'allonger librement par leurs extrémités.

Les disques à anthéridies du *Targionia hypophylla* L. et du *Neesiella rupestris* Nees (d'après Massalongo) (1) sont presque toujours situés à l'extrémité de pousses ventrales.

5° *Pousses bulbifères.* — Ces pousses, qui peuvent naître en divers points de la nervure, donnent une sorte de thalle allongé et étroit, renflé à son extrémité, qui s'enfonce dans le sol pour y passer la saison sèche. Ces *pousses bulbifères* donnent, en effet, un nouveau thalle lorsque les conditions extérieures sont redevenues favorables.

L'*Exormotheca pustulosa* Mitt. et le *Corbierella algeriensis* Douin et Trabut récemment étudié par ceux-ci (2) offrent de beaux exemples de ces pousses bulbifères, qui ne sont qu'une variété de pousses ventrales. Il en est de même des prétendus bulbilles signalés dans le *Preissia*, etc.

Parfois, c'est l'extrémité du thalle qui se rétrécit et se recourbe vers le sol pour s'y enfoncer et s'y renfler. Dans ce cas, la pousse est en réalité *apicale*, puisqu'elle *n'est que la continuation modifiée du thalle stérile.*

C. — Ramifications dorsales.

Dans ces sortes de ramifications, les nouveaux points végétatifs n'arrêtent pas celui du thalle stérile qui continue à fonctionner en même temps que les précédents.

1° *Pousses stériles.* — Les pousses stériles dorsales sont plutôt exceptionnelles et sont toujours très réduites par défaut d'alimentation. J'en ai observé deux dans mes cultures : l'une sur le *Reboulia hemispherica* et l'autre sur le

(1) Massalongo C. Le Marchantiaceæ della Flora Europea *(Atti del reale Instituto Veneto di scienze, lettere ed arti,* 1915-1916, T. LXXV, parte secunda).

(2) Douin Ch. et Trabut L. Deux Hépatiques peu connues *(Rev. gén. de Bot.,* T. XXXI, p. 321 à 328, 1919).

Plagiochasma elongatum Ldbg. et G. Comme ce sont des pousses plutôt anormales, il n'y a pas lieu de s'y arrêter ici.

2° *Pousses fructifères.* — Ces pousses ne se rencontrent que dans les genres *Clevea* et *Plagiochasma*. Ce sont des pousses dorsales subterminales qui, comme les pousses florifères ventrales, seront étudiées dans le chapitre II.

IV. Divers exemples de ramifications.

Pour terminer ce chapitre, je donnerai quelques exemples, afin de montrer qu'une même Marchantiée peut présenter, sinon tous les modes de ramification indiqués précédemment, du moins le plus grand nombre d'entre eux.

1° *Reboulia occidentalis* Ch. et R. Douin (fig. 25, 26 et 27). — Dans la figure 25, le thalle s'est bifurqué normalement : l'une des branches est encore simple pendant que

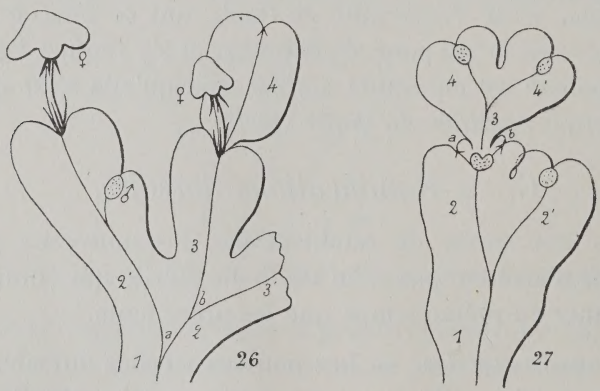


Fig. 26 et 27. — Thalles du *Reboulia* montrant les divers modes de ramifications qu'on peut rencontrer dans ce genre. Gr. 1,5.

l'autre est à l'état de bifurcation arrêtée ; en outre, on observe par-dessous trois pousses ventrales qui donneront naissance à autant de nouveaux thalles.

Sur la figure 26, le thalle 1 s'est bifurqué normalement

en *a* en donnant les branches 2 et 2′. Le thalle 2 s'est bifurqué en *b* et a donné les thalles 3 et 3′. Une pousse fructifère s'étant développée à l'extrémité du thalle 3, celui-ci s'est d'abord arrêté pour se continuer par la pousse subflorale 4. Une bifurcation à branches inégales s'est formée à l'extrémité du thalle 2′ : l'une des deux branches s'est terminée par une androecie que l'autre branche a rejetée latéralement avant de se terminer par une pousse fructifère.

Dans la figure 27, le thalle 1 a donné une bifurcation normale dont les deux branches ont développé chacune une androecie à leur extrémité ; la branche 2′ s'est arrêtée à cet état ; mais le point végétatif de la branche 2 s'est bifurqué sous l'androecie en même temps que prenait naissance une pousse subflorale 3 qui a déterminé une bifurcation contrariée, dont les deux points végétatifs n'ont pas continué à fonctionner. La pousse subflorale 3 s'est bifurquée normalement et les deux branches se sont terminées chacune par une androecie.

A part les pousses florifères, qu'on rencontre dans toutes les espèces, on peut observer chez le *Reboulia* :

la bifurcation normale,
la bifurcation à branches inégales,
la bifurcation arrêtée,
la bifurcation contrariée,
la pousse ventrale,
la pousse subflorale.

2° *Peltolepis grandis* Ldbg. (fig. 28). — Dans la fig. 28, le thalle 1 montre une bifurcation normale formée par les branches 2 et 2′ qui ont donné chacune une bifurcation contrariée avec une pousse fructifère. La branche de gauche 3, après s'être arrêtée quelque temps dans son développement, a continué à s'allonger avec la pousse subapicale 4 qui s'est bifurquée au-delà de l'androecie dorsale.

On trouve ainsi dans le *Peltolepis* :

la bifurcation normale,
la bifurcation arrêtée,
la bifurcation contrariée,
la pousse subapicale.

3° *Sauteria alpina* Nees (fig. 29 et 29 bis). — Sur la figure 29, le thalle, après avoir donné des anthéridies isolées avec leurs petits involucres saillants au milieu du tissu

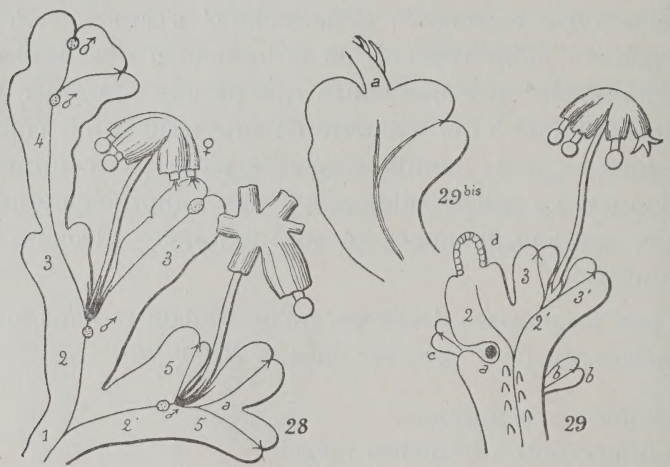


Fig. 28, 29 et 29bis. — Thalles du *Peltolepis* et du *Sauteria* montrant les types de ramifications que peuvent présenter ces Marchantiées. Gr. 3.

stérile, s'est bifurqué inégalement, l'une des branches ayant été arrêtée par le jeune appareil femelle *a* ; l'autre branche s'est bifurquée normalement et a donné les thalles 2 et 2′ : le thalle 2 s'est continué par la pousse subapicale *d* pendant que la branche 2′ se terminait par une bifurcation 3 et 3′ contrariée par l'appareil fructifère. Cette figure montre, en outre, une pousse ventrale *b* et une pousse subflorale *c*. On voit ainsi que, dans des cultures où la plante peut vivre pour ainsi dire indéfiniment, on peut trouver presque toutes les sortes de ramifications.

La figure 29 bis représente une pousse de la même plante bifurquée normalement, avec la curieuse pousse apicale *a* réduite à la nervure atténuée. Ce thalle provenant de la Gemmi est resté à l'obscurité dans une boîte pendant 6 ou 7 jours ; c'est pendant ce temps que s'est produite la pousse *a*. Remise à la lumière, la pousse *a* s'est élargie et a continué à se développer normalement.

4° *Fegatella conica* Raddi (fig. 30 et 31). — Dans la

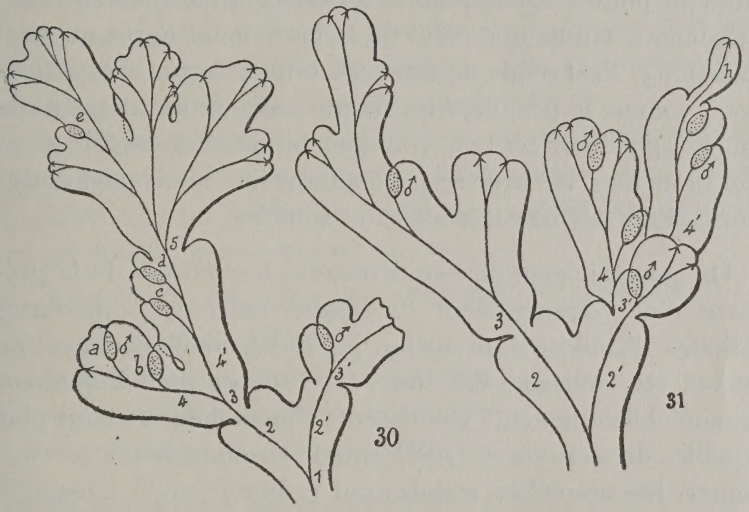


Fig. 30 et 31. — Deux thalles mâles du *Fegatella* présentant les divers modes de ramifications qui peuvent se produire dans cette Marchantiée. Gr. $\frac{8}{9}$.

figure 30, le thalle 1 s'est bifurqué normalement en deux branches égales 2 et 2′ dont la croissance, après s'être arrêtée assez longtemps — comme le prouvent les deux étranglements qui séparent 3 et 2 d'une part, 3′ et 2′ de l'autre — a continué par les deux pousses 3 et 3′, qui sont très probablement apicales. La plante a alors traversé une période de végétation active, au cours de laquelle elle s'est considéra-

blement accrue en se ramifiant et en donnant les disques mâles, *a*, *b*, *c*, *d*. Il s'est d'abord formé une bifurcation normale qui a donné les branches 4 et 4′ ; chacune de celles-ci s'est bifurquée deux fois inégalement, l'une des deux branches dans chacune des quatre bifurcations se trouvant arrêtée par un disque mâle rejeté latéralement. Il y a là une ramification analogue à celle du *Lunularia*, mais sans qu'il y ait eu alternance dans les bifurcations inégales, comme l'indiquent les appareils mâles rangés très irrégulièrement. Alors le point végétatif de la branche 4 s'est arrêté définitivement, tandis que celui de la branche 4′, après un arrêt assez long, s'est remis de nouveau à fonctionner très activement, comme le prouvent les nombreuses ramifications de la pousse apicale 5, où l'on voit une bifurcation inégale dont une branche a été arrêtée par l'androecie *e* et diverses autres bifurcations normales, arrêtées et soudées.

On pourrait peut-être se demander les raisons de la présence d'un étranglement du thalle entre les différentes périodes d'activité d'un même point végétatif. Si l'arrêt de celui-ci est suffisamment long, les cellules qu'il a données par son cloisonnement vieillissent et finalement ne sont plus capables de se diviser. Que l'initiale recommence à se cloisonner, les nouvelles cellules qui prennent ainsi naissance repoussent peu à peu les vieilles cellules formées avant l'arrêt du point végétatif et ainsi s'établit la base étroite de la pousse qui va s'allonger et s'élargir.

Sur la figure 31, le thalle 1 s'est bifurqué normalement en 2 et 2′ ; les initiales de ces deux branches, après s'être arrêtées assez longuement se sont remises à fonctionner. La branche 2 a produit la pousse apicale 3, qui a donné — comme la pousse 5 de la figure 30 — diverses sortes de bifurcations ; quant à la branche 2′, elle a donné à la fois la pousse apicale 3′ et la pousse subapicale bifurquée 4 et 4′. La pousse apicale a bientôt cessé de s'accroître par défaut

d'alimentation, ses poils absorbants ne pouvant plus regagner le sol ; au contraire, les deux branches 4 et 4′ se sont largement accrues et ont donné quatre androœcies.

La branche 4′, après un arrêt plus ou moins long, s'est continuée par la pousse apicale *h* encore peu développée, tandis que la branche 3′ est restée à l'état de bifurcation arrêtée. Dans cet exemple, si la pousse apicale n'existait pas, la pousse subapicale située au-dessous se mettrait dans le prolongement du thalle. Inutile de dire qu'il n'est pas toujours possible de distinguer ces deux sortes de pousses, aussi bien dans le *Fegatella* que dans les autres genres. On a vu précédemment, à propos du *Sauteria*, une autre cause de la formation d'une pousse apicale à base rétrécie.

Les figures 30 et 31, dessinées sur des thalles ayant vécu en même temps et au même endroit, montrent un curieux parallélisme qui reflète les conditions extérieures au milieu desquelles la plante a passé sa vie.

En résumé, on peut rencontrer dans le *Fegatella* :

la bifurcation normale,
la bifurcation à branches inégales,
les bifurcations arrêtées et soudées,
les pousses apicales et subapicales.

5° *Marchantia polymorpha* (fig. 32 à 35). — Sur la figure 32, le thalle 1 s'est bifurqué normalement en donnant les branches 2 et 2′. La branche 2′ a d'abord présenté une bifurcation à branches inégales dont la branche gauche a été arrêtée par un appareil fructifère ; la branche droite a continué à s'allonger et à se ramifier abondamment ; on y voit une bifurcation arrêtée en *a* et une bifurcation soudée en *b*.

La figure 33 représente un thalle terminé par un appareil mâle à la base duquel s'est développée une pousse subflorale *s*, ce qui est tout à fait exceptionnel dans l'espèce considérée.

Le thalle de la figure 34 montre, en plus des bifurcations normale, subapicale et arrêtée, un grand nombre de

pousses ventrales, fait qui n'est pas commun non plus chez le *Marchantia polymorpha*.

Enfin, dans la figure 35, on a un magnifique exemple de bifurcation contrariée entre les branches de laquelle se trouve un appareil mâle.

Dans toutes ces figures quelque peu schématisées, les

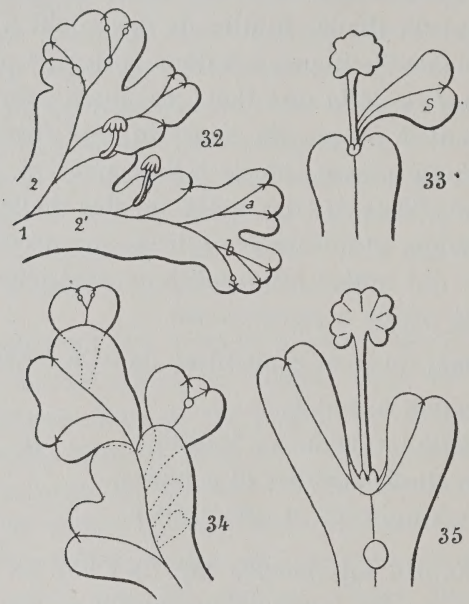


Fig. 32 à 35. — Thalles du *Marchantia polymorpha* montrant différents types de ramification. Grandeur naturelle.

corbeilles à propagules sont représentées par des cercles plus ou moins grands.

On peut donc trouver dans le *Marchantia polymorpha* — à part les pousses bulbifères — *tous les modes* de ramification. Il en serait sûrement de même dans presque toutes les Marchantiées, si l'on se donnait la peine de les cultiver et de les suivre avec attention dans toutes les phases de leur développement (Voy. le 3e exemple concernant le *Sauteria*).

On voit par ce qui précède quel est l'intérêt de ces recherches, car, étant donné un thalle adulte si compliqué soit-il (fig. 13, 27, 28, 29, 31 et 32), on peut ainsi *restituer facilement toutes les phases antérieures de son développement* et aussi *expliquer la disposition parfois curieuse des appareils mâles et femelles*. Ces recherches vont encore permettre de résoudre définitivement la question de l'origine de ces appareils et de comprendre leur constitution.

CHAPITRE II

CONSTITUTION ET DÉVELOPPEMENT DES APPAREILS MALES ET FEMELLES

I. Généralités sur la composition des appareils mâles et femelles.

Je vais indiquer ici les principaux aspects que peuvent présenter les appareils mâles et femelles des Marchantiées.

A. — Appareils mâles.

Dans les genres *Clevea* et *Sauteria*, les anthéridies sont isolées et espacées sur la ligne médiane du thalle au milieu du tissu stérile où l'on voit les ostioles des involucres saillants, comme dans les *Riccia*.

Dans les autres genres, elles sont groupées dans des organes bien différenciés appelés *andrœcies*. Dans les genres *Corbierella*, *Exormotheca*, *Grimaldia*, etc., les andrœcies sont plus ou moins allongées sur la ligne médiane et longitudinale du thalle. Les genres *Plagiochasma*, *Peltolepis*, *Reboulia* ont une andrœcie à forme bien définie, arrondie, en croissant de lune ou excavée en avant, toujours sur la ligne médiane du thalle.

Chez les *Lunularia* et *Fegatella*, l'andrœcie est également sessile, mais elle est mieux définie en ce sens qu'elle se trouve sur un thalle mâle spécial au lieu d'être enchâssée dans la masse du thalle stérile comme dans tous les autres types précédents. D'après Massalongo, les andrœcies du *Neesiella* seraient au sommet d'un rameau ventral comme

celles du *Targionia*. Ce serait aussi le cas de certains *Fimbriaria* d'après Howe (1) et Evans (2).

Enfin, dans les genres *Dumortiera*, *Bucegia*, *Preissia* et *Marchantia*, l'androecie est pédonculée (pédoncule à deux sillons) comme dans les appareils mâles des mêmes genres ; les anthéridies sont implantées dans une sorte de disque situé au sommet du pédoncule.

B. — Appareils femelles.

Toutes les Marchantiées ont leurs fructifications groupées sur un organe spécial subsessile (*Corbierella*) ou pédonculé (tous les autres genres) qui a reçu les noms de chapeau ou de capitule. D'après tous les hépaticologues, les appareils femelles se composeraient ainsi de deux parties : le pédoncule surmonté du chapeau dont l'ensemble forme le carpocéphale des auteurs ; dans les appareils mâles pédonculés, il y aurait aussi deux parties : le pédoncule et le disque.

En réalité, *tous les appareils mâles et femelles pédonculés se composent de trois parties distinctes*. En dehors des deux parties signalées, il y a en outre à la base du pédoncule une sorte de *thalle basilaire*, tantôt indistinct (*Clevea*, *Plagiochasma*), tantôt en partie implanté dans le thalle stérile avec une partie libre plus ou moins grande (les autres genres).

a) *Thalle basilaire*. — Ce thalle est à peu près identique au thalle stérile dans le *Corbierella* (3). Dans le *Lunularia*, le thalle femelle est visible à l'œil nu tout autour de la base de l'appareil fructifère ; il en serait de même dans le *Fegatella*, si l'appareil femelle n'était pas caché dans une cavité spéciale. On le voit encore très nettement à la base du

(1) Howe M. A. The Hepaticæ and Anthocerotes of California (*Memoirs of the Torrey Bot. Club*, Vol. VII, 1899).

(2) Evans Al. W. Contributions from the United States National Herbarium (Vol. 20, part 8, 1920. The North american species of *Asterella*).

(3) Douin Ch. et Trabut L. *loc. cit.*

pédoncule du *Reboulia*, entre ce pédoncule et le thalle stérile ; il est en partie caché par les écailles et sa couleur plus sombre est due à l'absence de chambres aérifères et de stomates. Dans la figure 35, qui représente un appareil mâle du *Marchantia polymorpha*, le petit thalle mâle basilaire a la forme d'un croissant de lune et se distingue facilement avec ses deux écailles à la base du pédoncule.

Le petit thalle basilaire mâle ou femelle (celui du *Corbierella* mis à part) est différencié par deux caractères spéciaux : il est dépourvu de chambres aérifères et de stomates et porte des écailles protectrices spéciales. Ce dernier fait est si général que ces écailles se voient même dans le *Fegatella* autour de la base du pédoncule et autour de l'andrœcie bien qu'elles soient inutiles dans ce cas particulier ; elles sont d'ailleurs rudimentaires.

b) *Pédoncule.* — Le pédoncule est plein ou creusé de un ou deux sillons. Il est presque nul chez le *Corbierella*, très court chez le *Clevea Rousseliana* Mont., plus ou moins long dans la plupart des genres (jusqu'à 10 cm. dans le *Fegatella*). Ce pédoncule, continuation du thalle basilaire, possède comme lui la faculté de produire des écailles protectrices que l'on rencontre surtout à son sommet ; en outre, il peut donner naissance sur sa partie antérieure — mais ce n'est pas général — à des chambres aérifères et des stomates.

c) *Capitule.* — Les capitules renferment les sporogones enveloppés dans leurs involucres ; ces derniers offrent au point de vue morphologique des types complètement différents qui contribuent essentiellement à distinguer les différentes sortes de capitules. Il y a ainsi trois sortes d'involucres et cinq types de capitules tout à fait distincts.

Dans les Marchantiées Inférieures (Voy. classif. chap. V), le capitule a entièrement une structure de thalle et chacun des involucres est formé par une partie externe montrant des chambres aérifères et des stomates et par une partie interne

qui donne naissance à des poils absorbants ; *ces deux parties ont un développement terminal* — caractère spécial aux thalles — et sont soudées latéralement. L'involucre se développe même si l'archégone n'a pas été fécondé ; dans le cas contraire, il se déchire pour mettre les spores en liberté quand la capsule devient exserte.

Dans les Marchantiées Involucrées, le capitule est réduit aux involucres soudés, sans aucune partie à structure de thalle ; les involucres cylindriques et à *accroissement basilaire* ne se développent complètement que s'il y a eu fécondation.

Dans les Marchantiées Subinvolucrées, on trouve au-dessus des involucres une petite région plane, l'*impression*, qui renferme des chambres aérifères et des stomates.

Dans les Marchantiées Lobées, le capitule se compose d'une partie à structure de thalle plus ou moins lobée à la périphérie et *à accroissement terminal* formant la partie supérieure des involucres ; en dessous, se détachant de chaque lobe et complétant l'involucre, se voit une sorte de *lame incurvée à développement basilaire et ne présentant pas la structure de thalle* ; l'involucre ne se développe que conjointement avec les sporogones.

Enfin, dans les Marchantiées Rayonnées, on trouve exactement la même constitution que dans les Marchantiées Lobées, mais le capitule est complété par l'adjonction de rayons périphériques, tantôt longuement saillants (*Marchantia* Ch. et R. Douin), tantôt réduits à quatre angles peu accusés (*Preissia*).

II. Developpement des appareils mâles et femelles.

Le développement des appareils mâles et femelles, à part quelques travaux spéciaux, n'a encore fait l'objet d'aucune étude d'ensemble.

Hofmeister (1) figure quelques coupes de capitules assez jeunes des *Marchantia, Fegatella* et *Reboulia,* capitules qu'il considère comme le prolongement du thalle : « *Der Blüthenstand einer Marchantie verdankt seine Entstehung der Entwickelung des Mitteltriebes des letzten vegetativen Sprosses.* »

Leitgeb (2) étudiant la question de l'origine des chapeaux mâles et femelles les répartit en trois groupes suivant qu'il les considère :

a) « *Als dorsale Bildungen* » (disques mâles des *Clevea, Sauteria, Plagiochasma, Fimbriaria, Peltolepis, Grimaldia, Reboulia* ; chapeaux femelles du *Plagiochasma* et du *Clevea).*

b) « *Als Enden unverzweigter Sprosse* » (disques mâles du *Lunularia ;* chapeaux femelles du *Sauteria, Fimbriaria, Grimaldia, Reboulia).* Leitgeb considère le pédoncule de tous ces chapeaux comme la suite directe du thalle.

c) « *Als ganzes Verzweigungsystem* » (disques mâles du *Marchantia, Preissia, Fegatella, Dumortiera* ; chapeaux femelles du *Lunularia, Marchantia, Preissia, Dumortiera).*

Leitgeb a aussi donné le développement des disques mâles et capitules femelles du *Marchantia polymorpha,* étude qui a été reprise par Kny (3) en 1890.

Cavers (4) étudie le développement de l'appareil fructifère du *Fegatella conica* qu'il considère, de même que le disque mâle, comme formé par un système de ramifications provenant des divisions successives du point végétatif d'un même thalle : « *the receptacle itself represents a modified*

(1) Hofmeister. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Gymnospermen (mit 33 Taf., Leipzig, 1851).

(2) Leitgeb H. *loc. cit.*

(3) Kny L. Bau und Entwickelung der *Marchantia polymorpha* (Sonderabdruck ans dem Text der VIII. Abteilung der *Botanischen Wandtafeln* 1890).

(4) Cavers F. *loc. cit.*

branch-system essentially homologous with the male receptacle. The young receptacle first appears as a dome-like prominence, formed by active growth of the dorsal segments of the initial cells. »

Bolleter (1) reprend le travail de Cavers et pour lui aussi les capitules femelles et les disques mâles du *Fegatella* sont la suite directe du thalle. Il explique en effet que, l'hiver fini, lors de la reprise de la végétation, il se produit une bifurcation du thalle et que l'un des deux nouveaux points végétatifs se continue normalement en une pousse stérile pendant que l'autre donne un disque. Il écrit : *beim anderen* (point végétatif) *erfolgt nach jeweiliger Verbreiterung der Scheitelzelle im Vegetationspunkt rasch aufeinander eine dreimalige Gabelung, so dasz ein scheibenformiges Gebilde mit acht Scheitelzellen entsteht.* » et plus loin : « *Die weiblichen Rezeptakeln sind wie die Antheridienstände das Ergebniss einer dreimaligen Gabelung des ursprunglichen Sprosses.* »

Enfin, Schiffner, Müller et Casarès-Gil ont admis les conclusions de ces travaux, en particulier ceux de Leitgeb qu'ils ont résumés dans les généralités de leurs ouvrages actuellement classiques. Ils ont repris notamment les trois types d'appareils mâles et femelles distingués par Leitgeb.

A. — Origine des pousses floriflères.

Il y a là une question presque entièrement nouvelle par ses résultats. On peut diviser les pousses florifères mâles et femelles en quatre groupes distincts :

1° *Andrœcies sessiles sur le thalle stérile.* — Ces andrœcies, dont j'ai parlé au commencement du chapitre, sont pour ainsi dire enchâssées dans le thalle ; elles sont toutes d'origine dorsale-subterminale, c'est-à-dire qu'elles naissent

(1) Bolleter E. *loc. cit.*

immédiatement au-dessus du point végétatif qui continue à fonctionner.

2° *Andrœcies du Fegatella et du Lunularia.* — Elles forment un thalle spécial qui est d'origine ventrale subterminale, c'est-à-dire naissant immédiatement au-dessous du point végétatif qui cesse de fonctionner.

3° *Andrœcies terminant un rameau latéral.* — Ce sont celles du *Neesiella* qui se trouvent à l'extrémité d'une pousse ventrale et latérale.

4° *Appareils mâles et appareils femelles pédonculés.* — Pour tous les auteurs, les appareils mâles et femelles à pédoncule sillonné sont la suite directe du thalle. Ce n'est pas exact : le pédoncule des appareils mâles et femelles est bien la suite directe d'un thalle, mais du petit thalle basilaire qui le précède et nullement du thalle stérile. Dans une note à l'Académie des Sciences (1), j'ai exposé le résultat de mes recherches pendant les années 1913 et 1914. J'ai alors indiqué d'après leur développement deux sortes de capitules : les capitules à pédoncule non sillonné dont le point végétatif naissait immédiatement au-dessus de celui du thalle, et les capitules à pédoncule sillonné provenant du même point végétatif que le thalle stérile. De nouvelles recherches m'ont convaincu que ces conclusions devaient être rectifiées et précisées. En effet, le pédoncule des appareils mâles et des appareils femelles des Marchantiées sillonnées n'est qu'apparemment la continuation du thalle, car le *point végétatif de ce dernier ne donne jamais d'appareil florifère mâle ou femelle.* Le fait est de toute évidence pour les appareils à pédoncule non sillonné, puisque le thalle continue à s'accroître au-delà (*Lunularia* excepté) ; pour les appareils à pédoncule sillonné, cela résulte indiscutablement des observations suivantes :

(1) Douin R. Sur le développement de l'appareil fructifère des Marchantiées (*Comptes-rendus des séances de l'Ac. des Sc.*, T. 158, p. 1435, 1914).

a) On serait très embarrassé pour expliquer comment, à un certain moment, l'initiale du thalle stérile viendrait à se cloisonner différemment et à donner, au lieu du thalle, un appareil mâle ou femelle. Ce serait là une chose tout à fait incompréhensible et il n'est pas douteux qu'une initiale organisée pour donner le thalle stérile ne peut pas donner autre chose.

b) L'étude des modes de protection des capitules jeunes, qui sera traitée plus loin, fournit une première preuve de l'origine spéciale des appareils à pédoncule sillonné. On voit, en effet, que l'appareil mâle ou femelle du *Fegatella* se développe sous le thalle stérile qui a continué à s'allonger au-dessus de lui. Dans le *Marchantia polymorpha* et le *Lunularia*, on voit encore le thalle s'allonger au-dessus de l'appareil mâle ou femelle pour le protéger. Par suite, il est absolument impossible à l'initiale du thalle de donner à la fois le thalle stérile en dessus et l'appareil en dessous ; pour qu'il en fût ainsi, il faudrait admettre une bifurcation à branches superposées, ce qui est tout à fait invraisemblable.

c) J'ai expliqué, dans le chapitre I, en quoi consiste la bifurcation contrariée qui est habituelle dans les genres *Sauteria*, *Peltolepis* et *Exormotheca* (Douin et Trabut emend.), qu'on rencontre assez fréquemment dans les *Reboulia* et *Marchantia* et qui me paraît très rare dans les autres genres. Ici, la cellule initiale du thalle stérile se divisant pour former les deux branches de la bifurcation entre lesquelles se développe le jeune appareil femelle, il est absolument impossible que ce dernier soit donné aussi par l'initiale du thalle stérile. Il faudrait pour cela que cette initiale se divise en trois, ce qui est sûrement faux, attendu que l'appareil femelle naît au-dessous et assez loin des deux branches de la bifurcation. Les photographies I et II de la planche 18 appartiennent à la même série de coupes et montrent dans le *Marchantia* un jeune appareil femelle qui est né en dessous d'une bifur-

cation contrariée. Si l'on voulait adopter les vues des auteurs, il faudrait admettre, dans un même genre, l'existence de deux types d'appareils femelles : ceux qui naissent entre les branches d'une bifurcation contrariée et qui seraient dus à un point végétatif spécial ; et ceux qui sont à l'extrémité d'un thalle et seraient la suite directe de ce thalle. Or, il serait tout à fait invraisemblable d'admettre une telle convergence : deux appareils identiques et à organisation très complexe ayant deux origines différentes.

En résumé, il y a deux sortes d'appareils pédonculés : les appareils à pédoncule non sillonné *(Clevea* et *Plagiochasma) qui sont d'origine dorsale subterminale ;* les appareils à pédoncule sillonné *qui sont des pousses ventrales subterminales.* Le développement de ces dernières a pour résultat d'entraver plus ou moins vite celui du thalle stérile, de sorte que, de ce fait, ils deviennent terminaux.

L'appareil fructifère du *Lunularia*, quoiqu'ayant un pédoncule non sillonné, résulte aussi d'une pousse ventrale subterminale comme les précédents.

B. — Développement des appareils mâles.

Les appareils mâles sont, comme l'on sait, beaucoup plus variés et beaucoup plus éloignés les uns des autres que les appareils femelles. Je me contenterai d'étudier les trois types suivants :

1° *Plagiochasma.* — L'androecie apparaît immédiatement au-dessus de l'initiale du thalle stérile, qui continue à fonctionner régulièrement, sous la forme d'un très petit massif de cellules qui grossit en même temps que le thalle s'allonge (Pl. 19, phot. I). Certaines cellules épidermiques de l'androecie vont donner les anthéridies : elles sont remarquables par la différenciation que présente leur contenu protoplasmique qui est beaucoup plus épais que celui des cellules voisines. Celles-ci se divisent activement pendant que l'androecie

augmente de taille, si bien que les anthéridies se trouvent peu à peu enfoncées dans le tissu de cette dernière.

L'androecie est protégée par des écailles qui lui sont propres ; elle s'allonge en même temps que le thalle par multiplication et élongation de ses cellules ; elle a finalement une forme aplatie, mais plus élevée en arrière qu'en avant et les anthéridies sont de plus en plus jeunes à mesure qu'on s'approche de l'extrémité du thalle. La photographie II de la planche 19 rend d'ailleurs toute explication superflue.

Lorsqu'on examine un thalle mâle du *Plagiochasma*, on est frappé par la disposition des androecies placées sur la ligne médiane les unes à la suite des autres et d'autant plus grosses qu'elles sont plus éloignées du point végétatif.

2° *Fegatella*. — Le disque mâle du *Fegatella* se développe à l'extrémité des ramifications du thalle (bifurcations à branches inégales). Très jeune, il apparaît de forme arrondie et protégé, au-dessus par le thalle qui s'allonge en même temps que lui, en avant par des écailles qui se recourbent sur lui. Ce disque, qui est un véritable thalle spécial (thalle anthéridifère), s'allonge comme le thalle stérile par son extrémité antérieure en donnant des anthéridies en dessus, des écailles et des poils absorbants en dessous. Les anthéridies sont disposées les unes derrière les autres exactement comme dans les disques du *Lunularia* que j'ai également étudiés ; les plus jeunes se trouvent au voisinage du point végétatif, les plus âgées en arrière ainsi que le montre admirablement la photographie I de la planche 20. J'ai étudié plus de trente disques de tous âges au moyen de coupes en séries faites dans les trois sens longitudinal, transversal et horizontal. *Je n'ai jamais observé d'anthéridies jeunes, c'est-à-dire formées de quelques cellules seulement, ailleurs que tout près du sommet végétatif*, et si j'ai pu constater sur des androecies âgées, un petit nombre de fois d'ailleurs, dans la région postérieure du disque, une ou plusieurs anthéridies

restées au stade de cellules-mères des anthérozoïdes, alors que celles du centre étaient presque mûres, il est hors de doute que ces anthéridies moins avancées avaient cependant pris naissance avant les autres et qu'elles avaient dû, pour des causes qui échappent, s'arrêter dans leur développement. J'en ai eu la preuve dans l'étude des disques relativement jeunes qui présentent des anthéridies de plus en plus développées dans un ordre parfaitement régulier. D'ailleurs, il y a impossibilité complète à ce que plusieurs thalles en séries rayonnantes puissent s'accroître sur un thalle stérile, qui ne s'allonge que dans une seule direction, tout en restant intimement soudés à ce dernier. Ce n'est possible que si ces thalles mâles ne sont pas soudés au thalle stérile, comme c'est le cas des appareils mâles pédonculés. Pour qui a étudié sérieusement l'organisation et le développement des divers organes des Marchantiées, il ne peut faire aucun doute que l'androecie du *Fegatella*, identique à celle du *Lunularia*, n'est formée que d'un seul et même thalle. Donc, contrairement aux idées de Leitgeb, Cavers et Bolleter, les anthéridies du *Fegatella* ne sont pas disposées en séries centrifuges, fait très important dont on verra plus loin (chap. IV) les conséquences.

3° *Marchantia*. — Le développement du disque mâle du *Marchantia* a déjà fait l'objet de nombreuses études. Il est facile de trouver dans les coupes transversales en séries de disques jeunes, les sommets végétatifs qui correspondent aux lobes du disque ; les anthéridies sont bien disposées en séries centrifuges. D'ailleurs, dans les cultures du *Marchantia polymorpha*, on peut trouver tous les intermédiaires entre des disques mâles petits, arrondis et sans trace de lobes et des disques parfaits à huit lobes. Il est même possible de suivre ainsi le développement d'un même disque, comme je l'ai fait plusieurs fois : le disque grandit tout en restant assez longtemps arrondi et pourtant, à ce moment, toutes les bifurcations existent à l'état de bifurcations soudées ; puis

on voit le disque s'émarginer à sa partie antérieure (du côté opposé aux sillons) : c'est la première bifurcation, celle du pédoncule, qui devient effective ; on voit ensuite successivement quatre lobes, deux de chaque côté, puis six et huit lobes ; mais il arrive souvent que les disques cessent de s'accroître avec quatre ou six lobes seulement, ce qui n'empêche pas les anthéridies d'arriver à l'état adulte, comme on le voit au moment des arrosages où le liquide blanc à anthérozoïdes se répand à la surface du disque.

C. — Développement des appareils femelles.

De même que précédemment dans l'étude des appareils mâles pédonculés, il sera question ici du pédoncule et surtout du capitule, qui sont tous deux la suite directe du petit thalle basilaire dont nous avons vu l'origine et les caractères spéciaux.

1° *Plagiochasma.* — L'examen de coupes longitudinales faites en séries dans des thalles fertiles montre la présence, immédiatement au-dessus de l'initiale du thalle, d'un petit massif de cellules de forme arrondie : c'est le jeune appareil femelle (Pl. 20, phot. II). Ce petit mamelon différencié résulte des divisions d'un point végétatif dorsal ; il est protégé d'abord par les écailles protectrices du point végétatif du thalle stérile. Sur le bord de ce mamelon vont se développer généralement deux archégones placés face à face ; ceux-ci, d'abord dressés, sont rejetés peu à peu latéralement jusqu'à être complètement horizontaux par suite de l'accroissement en largeur du mamelon à la partie supérieure duquel commencent à se former des stomates et des chambres aérifères (fig. 36) ; les archégones s'entourent chacun d'un involucre qui grandit et s'allonge en même temps que les sporogones inclus se développent. On remarque encore dans ces coupes de jeunes capitules, fait très important, deux régions où les cellules se divisent activement : ce sont celles qui

portent les archégones et on doit les considérer comme deux sommets végétatifs.

Le thalle s'étant allongé, le jeune appareil femelle se trouve très en arrière du point végétatif au voisinage duquel il est né ; il est maintenant enveloppé par des écailles qui lui appartiennent en propre et qui partent de sa base. Le capitule grossit alors par le fonctionnement de ses sommets végétatifs et aussi par une multiplication générale de ses cellules. L'allongement du pédoncule, qui d'ailleurs reste

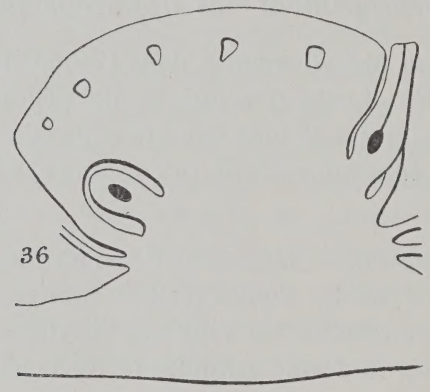


Fig. 36. — Coupe longitudinale d'un jeune appareil femelle du *Plagiochasma*. Gr. 80.

toujours très court, se produit tardivement par élongation de ses cellules à l'approche de la maturité des spores.

Il arrive assez fréquemment que l'un des deux sommets végétatifs du capitule avorte en même temps que l'archégone ; le même fait se produit encore quand l'un des deux archégones reste stérile ; dans ce cas, le capitule a un développement irrégulier : le point végétatif resté actif se place alors dans le prolongement du pédoncule et, de ce fait, le sporogone se trouve presque dressé. Il en résulte un aspect curieux, souvent reproduit par les auteurs, Schiffner (1),

(1) Schiffner V. *loc. cit.*

Müller (1), Lacouture (2), et qui donne une idée fausse de l'appareil fructifère du *Plagiochasma*.

Parfois aussi, mais rarement, il y a quatre points végétatifs dans le jeune capitule, mais alors, il arrive très souvent qu'un, deux ou même trois archégones restent stériles.

Dans le *Plagiochasma*, le même thalle donne généralement naissance à plusieurs appareils fructifères et l'on peut en voir jusqu'à cinq et plus l'un derrière l'autre, le plus jeune se trouvant naturellement le plus près de l'extrémité du thalle, mais il est rare qu'ils arrivent tous à maturité.

Le développement de l'appareil fructifère du *Clevea Rousseliana*, que j'ai pu également suivre, est identique au précédent, mais les appareils sont toujours beaucoup moins nombreux.

2° *Lunularia*. — J'ai indiqué dans le chapitre I comment étaient disposés les appareils mâles et femelles du *Lunularia* et les raisons de cette disposition.

L'observation d'un jeune appareil femelle montre à sa base un petit thalle spécial qui se développe solidairement avec les lobes du thalle stérile auxquels il se trouve par suite intimement soudé ; sur le milieu du thalle spécial, on voit comme un petit bourgeon constitué par le jeune capitule enveloppé de ses écailles. Ce petit thalle basilaire, indistinct dans le *Plagiochasma* et le *Clevea*, fait partie de l'appareil fructifère du *Lunularia* et la preuve qu'on a bien affaire à un petit thalle spécial, c'est qu'il est caractérisé par la présence, sous sa face inférieure, de deux rangées de petites écailles différentes comme grandeur et comme forme de celles du thalle stérile.

Ce thalle fructifère est une *pousse ventrale subterminale ;* il ne peut pas en être autrement, puisque le thalle stérile continue à s'accroître momentanément au-dessus du jeune

(1) Müller K. *loc. cit.*

(2) Lacouture. Les Hépatiques de la France (Paris, 1905).

capitule pour le protéger à ses débuts (Pl. 21, phot. I). Sur les coupes longitudinales en séries, on peut voir le jeune capitule femelle sous la forme d'un petit mamelon sur les bords duquel naissent les archégones qui sont d'abord dressés (Pl. 21, phot. I). Ils sont groupés en quatre places à l'extrémité de quatre sommets végétatifs (Pl. 21, phot. II) semblables à ceux que j'ai décrits dans le *Plagiochasma*. Le mamelon grossit et s'accroît plus vite dans sa partie supérieure, si bien que les archégones primitivement dressés prennent une position d'abord oblique, puis finalement horizontale. Le capitule est alors porté par un très court pédoncule d'où se détachent les nombreuses écailles qui le protègent en se recourbant au-dessus de lui (pl. 21, phot. III).

Le développement s'arrête à ce stade (archégones complètement formés) lorsque la fécondation n'a pas lieu, ce qui est assez fréquent dans cette Marchantiée dioïque. Dans le cas contraire, un sporogone, quelquefois deux par groupe, s'accroissent conjointement avec un involucre protecteur constitué par une sorte de gaîne cylindrique à développement basilaire.

Les involucres de toutes les Marchantiées Involucrées (Voy. classif., Chap. V) sont semblables à celui du *Lunularia*, sauf toutefois qu'ils sont beaucoup moins longuement libres à leur extrémité. L'appareil femelle grossit alors en même temps que les sporogones et son pédoncule s'allonge au moment de la maturité des spores.

A ce propos, je dois mettre en doute le balancement organique entre le pédoncule du chapeau et le pédicelle de la capsule admis par Lesage (1 et 2). Si ce balancement existait, on devrait le rencontrer dans la nature ; or les *Pla-*

(1) Lesage. Sur le balancement organique entre le pédicelle du chapeau femelle et le pédicelle du sporogone dans les Marchantiées (*Bull Soc. Médic.* Ouest, XIX, 1910, p. 1-4).

(2) Lesage. Balancement organique entre le pédicelle du chapeau femelle et le pédicelle du sporogone dans le *Lunularia vulgaris* (*C. R. Ac. Sc.*, T. CLX, p. 679-681, 1915).

giochasma montrent toujours un chapeau à pédoncule court et des sporogones à pédicelle réduit ; les *Reboulia* ont un long pédoncule et le pédicelle de la capsule également très réduit, alors que, dans le *Marchantia polymorpha*, le pédoncule et le pédicelle sont longs. D'ailleurs, le faible développement du pédoncule amenant un allongement du pédicelle ne pourrait que nuire à la dissémination des spores, puisque les capsules sont pendantes dans la plupart des genres.

3° *Reboulia*. — Le jeune capitule apparaît comme un très petit massif de cellules, de forme arrondie, paraissant

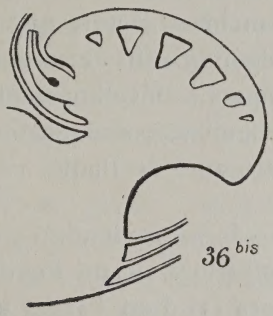


Fig. 36 bis. — Coupe longitudinale d'un jeune appareil femelle du *Reboulia*. Gr. 80.

dans le prolongement du thalle stérile (Pl. 22, phot. I). A un état plus avancé, il se montre élargi à sa partie supérieure par la formation des chambres aérifères qui grandissent peu à peu ; les archégones subterminaux et primitivement dressés deviennent horizontaux (fig. 36 bis) et le capitule s'élargissant de plus en plus, ils finissent par devenir pendants (Pl. 22, phot. II) ; c'est la position qu'auront les sporogones à maturité.

Les bords du capitule continuent à s'allonger et recouvrent les sporogones formant ainsi le dessus de l'involucre ; la partie inférieure de ce dernier est constituée par une lame incurvée à accroissement basilaire qui se développe

tout autour du sporogone sauf en avant. En outre, dans les régions interarchégoniales, le bord capitulaire se recourbe limitant ainsi des cavités arrondies (Pl. 22, phot. II) dans lesquelles naîtront des poils absorbants dont nous étudierons la disposition dans le chapitre suivant. Ensuite, le pédoncule s'allonge pour élever le capitule au-dessus du sol et faciliter la dissémination des spores.

Le développement du capitule du *Grimaldia* et de toutes les Marchantiées Lobées est très semblable à celui du *Reboulia*. Celui des Marchantiées Involucrées (sillonnées) se présente de la même façon à son début seulement. Ainsi, un jeune capitule de *Sauteria* montre, en coupe longitudinale, le même aspect et la même structure que celui d'un *Reboulia*. Mais ici, les archégones sont terminaux ; il se forme des involucres cylindriques à développement basilaire en même temps que les sporogones grossissent et le capitule ne présente jamais une structure de thalle.

4° *Fegatella*. — Je ne reviendrai pas ici sur le développement de l'appareil fructifère du *Fegatella* qui a été étudié avec soin par Cavers (1) dont j'ai pu vérifier les dires. Cet auteur a fort bien montré la présence dans le jeune capitule de huit points végétatifs et figuré dans son travail des coupes transversales de capitules de plus en plus âgés sur lesquels on peut voir successivement deux, quatre et huit sommets végétatifs qui sont, pour lui, l'indication que ces capitules sont composés de deux, quatre et huit thalles.

Toutefois, Cavers, de même que Bolleter (2), a laissé de côté le développement de l'involucre et Graham (3) n'a pas vu quelle était sa véritable origine. En effet, les involucres du *Fegatella* ont une véritable structure de thalle ; chacun

(1) Cavers F. *loc. cit.*

(2) Bolleter E. *loc. cit.*

(3) Graham Margaret. The developpment of the sporogonium and adjacent tissues of the gametophore of *Conocephalus conicus (Bull. Torr. Bot. Club* XXXVI, 1909, p. 615-613, pl. 30-33).

d'eux est constitué dans sa partie externe par un des lobes ou thalles du capitule qui s'allonge par-dessus le sporogone et dans sa partie interne par une lame soudée latéralement à ce lobe capitulaire ; cette lame doit être considérée aussi comme un véritable thalle à cause de son allongement terminal solidaire de celui du thalle capitulaire correspondant et parce qu'elle donne naissance à des poils absorbants. Cette lame se replie autour du sporogone jusqu'à ce qu'elle arrive au contact du bord du chapeau et le sporogone est ainsi complètement enveloppé.

5° *Marchantia.* — Comme dans les cas précédents, le jeune capitule du *Marchantia polymorpha* apparaît sous forme d'une petite masse saillante et arrondie (Pl. 23, phot. I), dans laquelle on peut retrouver deux, quatre, huit sommets végétatifs. La photographie II de la planche 23 montre sur un jeune capitule coupé transversalement un certain nombre de ces points végétatifs. Chacun d'eux donne naissance à sa partie externe à un groupe d'archégones qui sont subterminaux et horizontaux (Pl. 24, phot. I) ; de plus, ils sont tassés les uns contre les autres, sans solution de continuité, si bien qu'ils ont en coupe des sections polygonales (Pl. 24, phot. II).

D'autre part, on peut également voir se développer entre les archégoniophores des saillies qui vont s'allonger peu à peu pour donner les rayons, d'abord pendants vers le thalle. En même temps, le développement secondaire, qui se produit dans les parties du capitule plus ou moins éloignées des points végétatifs, amène d'importantes transformations. On peut suivre la formation des stomates et des chambres aérifères à partir de ces points végétatifs en allant vers le sommet du capitule où se trouvent les plus grandes.

Les archégones d'abord horizontaux, au bord périphérique des lobes capitulaires, sont peu à peu rejetés en-dessous et arrivent à être complètement pendants ; l'accroissement

en surface de l'archégoniophore par multiplication de ses cellules les écarte les uns des autres : c'est la raison pour laquelle, après la fécondation, ils peuvent donner autant de sporogones. Dans les cas où ils restent serrés les uns contre les autres, c'est-à-dire dans la plupart des autres Marchantiées, un seul, quelquefois deux, arrivent à se développer. Par le même fait que les archégones sont rejetés en dessous, le dernier formé se trouve être le plus près du pédoncule et le plus ancien à la périphérie. Cette place respective des archégones de différents âges a été fort bien vue par Mirbel : « *On remarquera que les archégones sont d'autant plus jeunes que leur point d'attache est moins éloigné du centre du chapeau.* » Cette observation a été reprise par Leitgeb qui l'a étendue aux sporogones. Elle n'est plus alors aussi exacte, car s'il est logique de penser que le premier archégone venu à maturité soit le premier fécondé et donne le premier sporogone, il n'en est pas nécessairement ainsi et j'ai pu, sur de nombreuses coupes, voir des sporogones voisins du pédoncule plus développés que d'autres plus éloignés. En tous cas, il n'y a pas dans chaque involucre, comme le dit Leitgeb, une sorte d'inflorescence indéfinie. Ch. Douin (1) a montré l'impossibilité qu'il y avait à concevoir un rameau fructifère s'allongeant dans un involucre. En même temps que les archégones se trouvent ainsi écartés les uns des autres, il se développe autour de chacun d'eux une sorte de manchon qui deviendra le *périanthe* et en dehors de ce dernier quelques écailles protectrices supplémentaires.

Le capitule femelle du *Marchantia* se développe complètement, même lorsqu'il n'y a pas fécondation, comme dans les localités où le pied femelle existe seul (c'est précisément le cas de la localité de Saint-André, à Chartres, où depuis sept ans je n'ai jamais vu que la plante femelle sans aucun sporogone développé). Ce fait remarquable oppose le *Mar-*

(1) Douin Ch. *loc. cit.*

chantia aux *Reboulia, Sauteria, Lunularia,* etc. dont le capitule, comme je l'ai expliqué plus haut, n'achève son développement qu'après la fécondation.

D. — Protection des appareils mâles et femelles au cours de leur développement.

Cette protection, toujours intéressante, mérite d'autant plus de faire l'objet d'un paragraphe spécial que certains organes protecteurs comme celui que j'ai appelé *collerette*, ont été jusqu'ici complètement méconnus.

1° *Protection par des écailles.* — De même que le point végétatif d'un thalle stérile est protégé par des écailles qui viennent le recouvrir, de même les appareils mâles et femelles sont enveloppés par des écailles qui leur appartiennent en propre. Dans les premiers stades du développement, la protection est réalisée par les écailles issues du thalle stérile, mais plus tard dans les appareils femelles de nombreuses Marchantiées (*Reboulia, Fimbriaria Lindenbergiana, Peltolepis, Sauteria, Preissia),* des écailles spéciales à ces appareils viennent les recouvrir ; elles naissent soit du petit thalle femelle basilaire dont elles sont un des caractères spéciaux, soit du pédoncule qui en est la continuation. Lorsque l'appareil femelle est entièrement développé, les écailles sont pendantes et c'est à cet état qu'elles ont été décrites comme détachées du capitule sans que leur véritable origine ait été soupçonnée. Elles sont en réalité nées d'un organe spécial que j'ai appelé la *collerette* en raison de sa forme et de sa place.

2° *Protection par la collerette.* — La collerette est une sorte de manchon qui se détache de la base du capitule tout en faisant d'abord corps avec la partie supérieure du pédoncule ; ensuite, elle s'individualise peu à peu et finit par se résoudre en longues lamelles pendantes. La collerette offre

des aspects différents suivant les genres considérés : on peut cependant la ramener à deux types principaux réalisés dans le *Reboulia* et le *Preissia*.

Dans le *Reboulia*, l'examen des coupes transversales en séries montre une masse polygonale d'abord simple, qui se détache du fond du capitule et qui présente bientôt deux parties distinctes : au centre, le pédoncule et, autour de lui, un manchon à contour polygonal (autant de côtés que d'involucres); c'est la collerette qui, plus bas, se dédouble, puis finit par se diviser en lames de plus en plus nombreuses et de plus en plus minces et étroites.

Il faut remarquer que la collerette est interrompue en face du sillon pédonculaire et de la cavité pilifère principale située dans le même plan, évidemment dans le but de permettre aux poils absorbants issus de cette cavité de passer dans le sillon (fig. 38, sept pages plus loin).

Le *Peltolepis* possède aussi une belle collerette polygonale (fig. 40, onze pages plus loin).

Dans le *Preissia*, on voit des crêtes parallèles qui, naissant de la base du capitule, font d'abord corps avec le pédoncule et pénètrent plus ou moins dans les cavités pilifères en face desquelles elles sont placées (Pl. 29, phot. I). Elles ont été signalées par les auteurs en disant que le capitule est « *décurrent sur le pédoncule* ». Ensuite, ces crêtes se détachent peu à peu de ce dernier et se résolvent en écailles pendantes ; l'ensemble de celles-ci affecte en coupe une forme quadrangulaire.

La collerette du *Sauteria* est souvent rudimentaire ; elle se partage presque immédiatement en lamelles qui ne se détachent du pédoncule qu'en face les régions interinvolucrales.

Le *Fimbriaria Lindenbergiana* possède une collerette qui présente à la fois une sorte de manchon et des crêtes s'avançant plus ou moins loin à l'intérieur des cavités pilifères (Pl. 28, phot. I).

Ce sont là des types intermédiaires entre les deux types extrêmes signalés.

Le rôle de la collerette est assez complexe. Lorsque l'appareil femelle est jeune, les écailles de la collerette sont recourbées au-dessus de lui, le mettant ainsi à l'abri de la sécheresse en même temps qu'elles le protègent contre les heurts de l'extérieur. Par suite de l'allongement du pédoncule du chapeau, elles deviennent pendantes et ne font plus que protéger contre la dessiccation la cavité péripédonculaire dans laquelle se trouve un manchon de poils absorbants dont il sera question dans le chapitre III. Enfin, c'est un organe de consolidation du capitule sur le pédoncule, puisqu'il fait corps avec ces deux organes.

3° *Protection par le thalle.* — Certains appareils mâles et femelles sont, au cours de leur développement, protégés par le thalle. Le plus bel exemple, d'ailleurs bien connu, est fourni par le *Fegatella conica* (1). Dans ce genre, les appareils mâles et femelles sont formés par une pousse ventrale subterminale se développant solidairement avec le thalle stérile. Les deux thalles se soudant latéralement, il en résulte une cavité close, sauf en avant (condition indispensable pour la fécondation) où se trouvent des écailles protectrices (Pl. 20, phot. I). Bien à l'abri dans cette cavité, le capitule ou l'androcie s'y développe. Sous leur pression, le thalle se déchire en dessus et on aperçoit le centre de l'androcie ou la pointe du capitule. Ce dernier reste dans cette situation jusqu'à la maturité des spores. Il ne sera pas inutile de remarquer ici une curieuse analogie entre la formation de cette cavité protectrice et celle des involucres capitulaires.

Cet intéressant mode de protection se retrouve dans d'autres genres, mais à un état bien plus rudimentaire, comme je l'ai déjà montré. Ainsi chez le *Lunularia* femelle, on voit

(1) Douin R. Le Sporophyte chez les Hépatiques *(Rev. Gén. de Bot.*, T. XXIV, 1912).

très bien, à la loupe, le thalle stérile s'étendre au-dessus du bourgeon femelle et le cacher en partie (Pl. 21, phot. I). Il en est de même chez le *Marchantia polymorpha*.

Enfin, pour terminer, je signalerai les andrœcies du *Corbierella* et de l'*Exormotheca*, qui sont comme enfouies dans le thalle stérile qui les dépasse beaucoup par ses chambres aérifères hautement saillantes ; tel est aussi le cas du jeune capitule et des archégones qui, de ce fait, passent souvent inaperçus.

En résumé, on voit par quels moyens variés les organes reproducteurs sont protégés au cours de leur développement, ce qui est en corrélation avec la conservation de l'espèce, qui exige la maturité de ces organes.

CHAPITRE III

ALIMENTATION DES APPAREILS MALES ET FEMELLES

Les auteurs regardent comme très accessoires les dispositifs d'absorption de l'eau que peuvent présenter les appareils mâles et femelles des différents genres de Marchantiées. Cependant Mirbel (1) dans son remarquable mémoire sur le *Marchantia polymorpha* donne une coupe longitudinale du chapeau femelle (Pl. 7, fig. 59 de son travail) montrant un « *faisceau de racines renfermées dans un cœcum creusé dans le lobe du chapeau. Le cœcum débouche dans une rainure du pédoncule et y conduit le faisceau de racines qui descend perpendiculairement vers la terre.* »

Kny (2) signale que des rhizoïdes parcourent entre deux rangées d'écailles la face inférieure de chacun des huit rayons du disque mâle du *Marchantia* et que les bords recourbés des digitations du capitule forment une rigole où naissent des poils absorbants.

Cavers (3) et Schiffner (4) figurent des coupes schématiques, le premier des chapeaux femelles du *Reboulia hemispherica* et du *Preissia quadrata*, le second du *Neesiella*, montrant l'existence de cavités renfermant des poils absorbants.

(1) Mirbel. Recherches anat. et physiol. sur le *Marchantia polymorpha* (*Mémoires de l'Ac. d. Sc. de l'Institut de France*, 1835).

(2) Kny L. *loc. cit.*

(3) Cavers F. Contribution to the biology of Hepaticæ. Part I. *Targionia, Reboulia, Preissia, Monoclea* (*Leeds*, 1904, 8°, 47 p. with 12 fig.).

(4) Schiffner V. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Gattungen *Grimaldia* und *Neesiella* (*Hedwigia*, XLVII, 1908, p. 306-320, Taf. VIII).

Enfin Cavers, puis Bolleter dans leurs études sur le *Fegatella conica* ont constaté la présence d'une grosse masse de rhizoïdes entre le pédoncule et la face interne du capitule femelle.

Cependant un grand nombre d'appareils mâles et femelles de Marchantiées possèdent une organisation très remarquable dont le but est d'assurer leur nutrition ainsi que le parfait développement des organes sexuels et des sporogones. J'ai signalé, en 1914, l'existence de cette organisation dans une note à l'Académie des Sciences (1).

I. Appareils femelles.

A. — Appareils à pédoncule non sillonné.

Dans les capitules des Marchantiées non sillonnées, la nutrition ne s'effectue que par des échanges osmotiques de cellule à cellule. C'est pour cette raison que les pédoncules qui les portent ne s'allongent jamais beaucoup *(Plagiochasma, Clevea)* ou ne se développent qu'au dernier moment, lorsque les capsules sont voisines de la maturité *(Lunularia)*.

L'alimentation de ces capitules n'a donc rien de très particulier, mais il n'en est plus de même dans les espèces qui possèdent un chapeau à pédoncule sillonné.

B. — Appareils à pédoncule sillonné.

Les appareils femelles à pédoncule sillonné se développent généralement de bonne heure avant la maturité des sporogones et même, chez certaines Marchantiées, avant leur formation. C'est que ces appareils renferment un remarquable dispositif de poils absorbants qui leur permet de

(1) Douin R. Sur les dispositifs de l'absorption de l'eau dans le capitule femelle et le disque mâle des Marchantiées *(Comptes-rendus des séances de l'Ac. des Sc.*, T. CLVII, p. 997, 1913).

lutter d'une manière efficace contre la dessiccation. Des régions spéciales du capitule donnent effectivement naissance à des poils qui, après avoir cheminé dans le pédoncule, arrivent en partie au sol et peuvent ainsi apporter au capitule l'eau qui lui est nécessaire.

En outre, le chapeau n'est plus réduit, à l'exception toutefois de celui du *Sauteria* et du *Peltolepis*, à la soudure des involucres et toute sa partie supérieure offre la constitution normale d'un thalle caractérisée par la présence de chambres aérifères et de stomates qui, fait remarquable, sont toujours composés même quand le thalle ne possède que des stomates simples ; cette structure du chapeau constitue une protection de plus contre la sécheresse.

L'alimentation des différentes parties d'un capitule par les poils absorbants peut, ainsi que nous allons le voir, être directe ou indirecte, soit que ceux-ci partent de toutes les cavités du chapeau pour se rendre dans le ou les sillons du pédoncule, soit qu'au contraire une cavité seulement envoie au sol des rhizoïdes, au contact desquels viennent s'alimenter ceux des autres cavités.

a) *Appareils à pédoncule unisillonné.*

1° Type *Fegatella*. — Le *Fegatella* constitue un type unique et très inférieur, sans aucune forme de transition avec les types supérieurs en organisation. Son capitule femelle a une forme de cône et enserre étroitement et assez longuement le pédoncule. Il n'y a pas de cavité pilifère spécialisée : les poils absorbants se développent sur toute la face interne du chapeau, mais un petit nombre seulement d'entre eux descend dans le sillon pédonculaire qui est largement ouvert à sa partie supérieure (Pl. 25, phot. I) : ce sont ceux qui ont pris naissance au-dessus et en face de lui ; les autres tournent autour du pédoncule, d'abord en cercle, puis en spirale de plus en plus lâche (Pl. 25, phot. II) et finissent par être pendants. Ils diminuent en même temps

de nombre et restent appliqués contre la paroi du capitule (Pl. 26, phot. I et II). L'alimentation est indirecte puisque l'eau monte par les poils du sillon et se répand ensuite dans le feutrage qui entoure le pédoncule.

Les capitules du *Fegatella* restent longtemps presque sessiles, les pédoncules ne s'allongeant qu'au moment où les spores sont déjà mûres ; les sporogones sont toujours plus près de la face interne que de la face externe du chapeau, c'est-à-dire presque au contact des poils absorbants.

A ce type se rattachent deux autres : l'un, très inférieur, le *Corbierella algeriensis* (1), l'autre, plus voisin, représenté par l'*Exormotheca pustulosa* (2, 3). Dans ce dernier, le capitule invaginé autour du sommet du pédoncule forme une cavité semblable, quoique plus réduite, à celle du *Fegatella* et dans laquelle naissent des rhizoïdes, dont une partie descend jusqu'au sol par le sillon du pédoncule.

Dans le *Corbierella*, le capitule est presque sessile et hémisphérique ; il renferme à maturité des sporogones dressés comme ceux de l'*Exormotheca* et de sa partie inférieure partent de nombreux poils absorbants se rendant directement au sol par le sinus du thalle.

On voit donc une gradation continue depuis la forme primitive du *Corbierella* jusqu'au *Fegatella*, en passant par l'*Exormotheca* dont le chapeau n'est que faiblement invaginé autour du pédoncule.

2° Type *Sauteria*. — Le *Sauteria alpina* possède un capitule très simple uniquement constitué par la soudure des involucres enveloppant les sporogones. Les involucres sont en nombre variable, généralement trois ou quatre (rarement jusqu'à sept ou huit) et la partie supérieure du capitule est

(1) Douin Ch. et Trabut L. *loc. cit.*

(2) Solms-Laubach. Ueber *Exormotheca* Mitt., eine wenig bekannte Marchantiaceengattung *(Bot. Zeit.*, 1897, S. 1-16, Taf. 1).

(3) Gœbel K. Zur Kenntniss und Verbreitung der Marchantiaceengattung *Exormotheca (Flora*, Bd. 95, S. 244-250, 1905).

caverneuse et dépourvue de stomates. Ce genre présente cependant une organisation supérieure à celle du *Fegatella*. Les poils absorbants naissent en des points déterminés de la face inférieure du chapeau dans la partie des régions interinvolucrales qui avoisine le pédoncule. Une des régions pilifères, la région postérieure (région principale), est toujours située dans le plan du sillon pédonculaire et envoie à l'intérieur de celui-ci les poils absorbants qui descendent au sol.

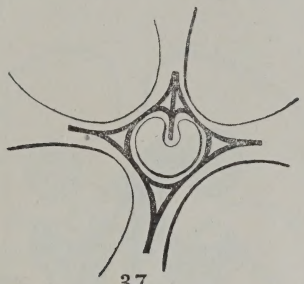


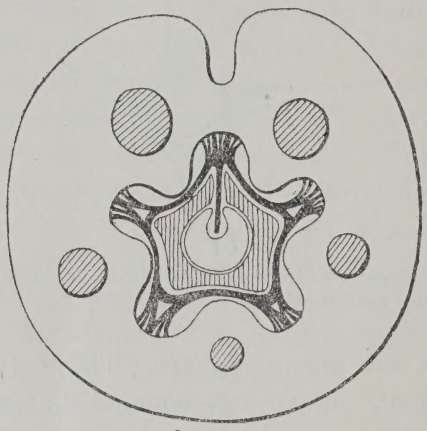
Fig. 37. — Diagramme montrant la disposition des poils absorbants dans le capitule du *Sauteria*. Gr. 18.

Les rhizoïdes des autres régions pilifères (régions secondaires) forment, autour du sommet du pédoncule, une véritable couronne et viennent ainsi se mettre en contact avec ceux qui cheminent dans le sillon pédonculaire (fig. 37). Les régions pilifères voisines de la principale sont susceptibles également de fournir des poils absorbants au sillon pédonculaire, mais toujours en très petite quantité.

Il arrive parfois que le sillon est situé en face d'un involucre ; il reçoit alors deux faisceaux de rhizoïdes issus des régions pilifères les plus voisines (Pl. 27, phot. I).

3° Type *Fimbriaria*. — Le *Fimbriaria pilosa* a un capitule de forme globuleuse et muni de chambres aérifères et de stomates comme un véritable thalle. Sur une coupe transversale, il montre une alternance parfaite des sporogones avec des cavités spéciales de forme arrondie dans lesquelles se

développent les poils absorbants. Les cavités ne sont ouvertes qu'à leur partie inférieure et débouchent entre le chapeau et son pédoncule au voisinage de l'insertion du premier sur le second. L'existence de cavités spécialisées constitue un perfectionnement sur le *Sauteria*, mais comme dans ce dernier genre l'alimentation est indirecte : une cavité, la cavité principale se trouve placée dans le plan du sillon pédonculaire et les poils, à qui elle donne naissance, se rendent partagés en trois faisceaux, les uns dans



38

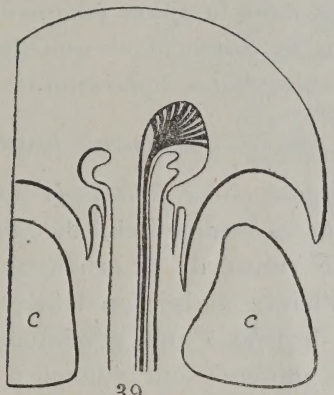
Fig. 38. — Diagramme montrant la disposition des poils absorbants dans le capitule du *Reboulia*. Gr. 18.

le sillon, les autres à la rencontre de ceux qui sont issus des cavités voisines ou cavités secondaires ; celles-ci sont en outre reliées entre elles par des rhizoïdes formant un faisceau semblable aux derniers, de sorte que chaque cavité secondaire ne donne que deux faisceaux de poils absorbants, alors que la cavité principale en donne trois. Tous ces faisceaux de poils constituent en tournant autour du pédoncule un véritable manchon protégé contre la sécheresse par le repli du capitule.

Le diagramme du *Reboulia* (fig. 38) montre bien cette

disposition : toutefois le pédoncule du chapeau est entouré d'une collerette polygonale à autant de côtés que d'involucres.

Le *Fimbriaria Lindenbergiana* offre encore exactement le même dispositif d'absorption de l'eau, mais le pédoncule est enveloppé, dans sa partie supérieure, par de multiples écailles provenant de la collerette qui s'est divisée en lanières pendantes : il est de toute évidence qu'elles protègent les poils absorbants contre la dessiccation, car le capitule n'enserre pas étroitement le pédoncule. De plus,



39

Fig. 39. — Coupe longitudinale schématique du capitule du *Grimaldia* passant par la cavité principale et le sillon pédonculaire. Gr. 18.

comme dans le *Reboulia*, les sporogones et les cavités pilifères sont, dans cette espèce, généralement plus nombreux que dans le *F. pilosa* (le plus souvent quatre ou cinq) (Pl. 28, phot. I et II).

Le capitule du *Grimaldia dichotoma* est constitué exactement de la même façon et, comme dans le *Fimbriaria pilosa*, il n'y a ni collerette, ni écailles pendantes ; mais les poils absorbants sont mis à l'abri de la sécheresse d'une manière particulière : ce sont des bourrelets du pédoncule et du capitule qui s'engrènent comme des dents de pignons pour fermer le conduit circulaire où se trouvent les rhizoïdes

qui tournent autour du pédoncule ; on voit de plus quelques écailles pendre des bourrelets du pédoncule (fig. 39).

Au type *Fimbriaria* se rattache encore le *Neesiella rupestris*, autant que j'ai pu en juger d'après le schéma qu'en donne Schiffner (1).

Tous ces genres possèdent donc une alimentation indirecte, la cavité principale recevant seule directement l'eau qui monte du sol par le faisceau de poils du sillon. Toutefois, il faut ajouter que les cavités pilifères immédiatement voisines de la cavité principale peuvent également envoyer quelques rhizoïdes dans le sillon pédonculaire, fait que j'ai déjà signalé dans le *Sauteria* et que j'ai vérifié pour le *Fimbriaria Lindenbergiana*, le *Grimaldia* et le *Reboulia*.

b) *Appareils à pédoncule bisillonné.*

1° Type *Peltolepis*. — Le *Peltolepis* possède un capitule réduit aux involucres comme celui du *Sauteria*, mais porté par un pédoncule creusé de deux sillons longitudinaux et entouré d'une collerette divisée en lanières. Les involucres sont au nombre de trois à huit, généralement de quatre ou cinq et les cavités pilifères sont réduites à la base des sinus interinvolucraux comme chez le *Sauteria* ; de plus l'alimentation est directe pour toutes les régions pilifères. L'une d'entre elles est postérieure et donne naissance à deux faisceaux de poils absorbants qui vont s'enfoncer respectivement dans l'un et l'autre sillon largement ouverts à leur partie supérieure ; ceux-ci reçoivent en outre un faisceau de rhizoïdes de chacune des cavités se trouvant dans la moitié correspondante du capitule (fig. 40). De plus, quelques rhizoïdes naissent de la base des involucres et viennent se mettre en contact avec ceux qui proviennent des régions interinvolucrales, dispositif qui a pour but d'égaliser la répartition de l'eau. On a ainsi, autour du pédoncule, une véritable couronne de poils absorbants (Pl. 27, phot. II).

(1) Schiffner V. *loc. cit.*

Parfois des involucres se trouvent déplacés par suite d'un développement inégal : c'est ainsi que j'ai observé un dispositif différent du précédent. Les sillons, au lieu de se trouver en face d'un involucre sont face à des cavités pilifères et chacune d'entre elles envoie un faisceau de rhizoïdes dans le sillon correspondant.

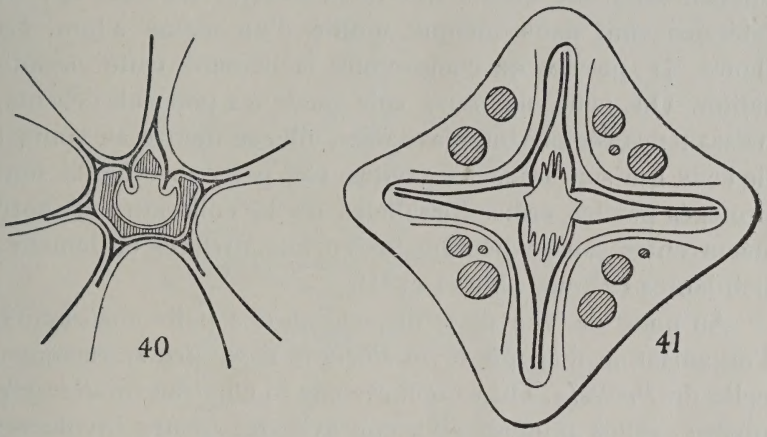


Fig. 40 et 41. — Diagrammes montrant la disposition des poils absorbants dans les capitules du *Peltolepis* et du *Preissia*. Gr. 18.

2° Type *Preissia*. — Le chapeau femelle du *Preissia* a une forme quadrangulaire et porte à sa partie supérieure des chambres aérifères et des stomates en tonnelet. Les cavités pilifères sont toujours au nombre de quatre et s'étendent du sommet de chaque angle au centre du capitule ; on trouve, alternant avec ces cavités, quatre involucres renfermant chacun un nombre variable de sporogones, ordinairement deux, les autres archégones ne s'étant pas développés. Les cavités pilifères, qui s'enfoncent profondément dans les rayons (1) du capitule, s'y terminent en

(1) La distinction entre les rayons et les lobes a donné lieu chez les auteurs à de nombreuses confusions. J'appellerai *rayons* les régions du capitule correspondant aux cavités pilifères et *lobes* celles qui recouvrent les involucres.

cœcum ; elles sont ouvertes à leur partie inférieure, mais des écailles mettent à l'abri de la sécheresse les poils absorbants qui naissent dans chaque cavité, où ils forment deux faisceaux distincts. Les sillons du pédoncule sont largement ouverts et divisés dans leur partie supérieure et les faisceaux de rhizoïdes des cavités antérieure et postérieure se rendent chacun dans une moitié des deux sillons ; ceux des cavités latérales vont dans chaque moitié d'un même sillon. La figure 41 permet de comprendre facilement cette organisation. On peut, de plus, voir quelques poils absorbants, naissant des régions intercavitaires, aller se mettre au contact de ceux qui sont issus des cavités. Ces poils absorbants sont protégés par les crêtes parallèles de la collerette, d'abord décurrentes sur le pédoncule, ensuite divisées en lamelles pendantes (Pl. 29, phot. I et II).

Au point de vue de la disposition des poils absorbants, l'organisation du capitule du *Bucegia romanica* se ramène à celle du *Preissia*. On a en effet dans le chapeau du *Bucegia* quatre cavités pilifères alternant avec les quatre involucres et les faisceaux de poils absorbants se dirigent de la même manière vers les deux sillons du pédoncule ; mais il n'y a pas de rayons comme dans le *Preissia*.

3° Type *Marchantia*. — Le chapeau femelle du *Marchantia polymorpha* présente ordinairement neuf rayons et huit lobes indistincts à leur extrémité périphérique ; lorsque les rayons sont plus nombreux, c'est que certains d'entre eux se sont dédoublés. Chaque rayon est creusé d'une cavité pilifère allongée, ouverte à sa partie inférieure et protégée contre la sécheresse par des écailles. Sous chaque lobe se trouve un involucre enveloppant les sporogones.

Les deux sillons du pédoncule se divisent d'abord une fois à son extrémité supérieure et chaque demi-sillon se partage encore en deux. On a ainsi comme huit petits sillons largement ouverts et bien nets dans les capitules développés ;

chacun d'eux reçoit, comme le montre bien le diagramme ci-contre (fig. 42), deux faisceaux de rhizoïdes provenant de deux cavités différentes qui lui font face ; une partie de ces rhizoïdes descend jusqu'au sol. Chaque cavité, à l'exception des cavités *e* et *e'*, donne naissance à deux faisceaux distincts de poils absorbants. En fait *e* et *e'* ne sont que deux demi-

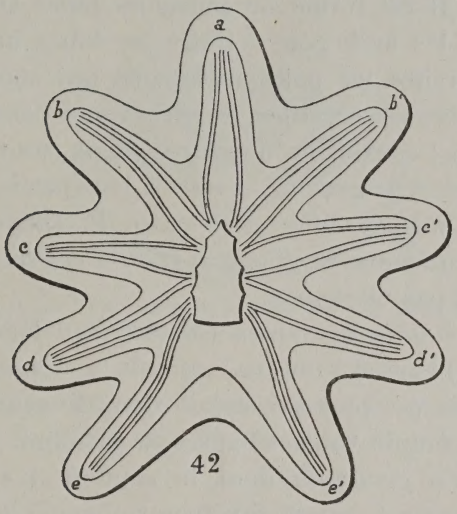


Fig. 42. — Diagramme montrant la disposition des poils absorbants dans le capitule du *Marchantia polymorpha*. Gr. 15.

cavités et équivalentes à la cavité postérieure *a* qui, seule, envoie des poils absorbants dans l'un et l'autre sillon. Le rayon antérieur est donc partagé en deux — fait d'ailleurs remarqué par les auteurs — et nous en avons une preuve dans l'absence de poils absorbants entre les cavités *e* et *e'* alors qu'ils sont assez nombreux entre les autres cavités (Pl. 30, phot. I et II ; Pl. 31, phot. I).

L'alimentation du capitule du *Marchantia polymorpha* est donc encore directe puisque chaque cavité envoie des poils absorbants dans les sillons qui s'ouvrent en face d'elle et, en somme, ce capitule est équivalent à un double capi-

tule de *Preissia*, dans lequel la cavité antérieure serait divisée en deux parties.

J'ai aussi étudié le capitule du *Marchantia palacea* qui montre neuf rayons et huit lobes alternants et dont l'organisation est identique à celle du *M. polymorpha*.

Il semble que le chapeau femelle du *Dumortiera hirsuta* doive aussi être ramené à ce type (je n'ai pu l'étudier qu'à l'état jeune). Il est formé de plusieurs lobes sous lesquels sont groupés les archégones. Entre les lobes naissent dans de petites cavités les poils absorbants qui sont entrelacés avec de nombreuses écailles et descendent dans les sillons pédonculaires ; ceux-ci, au nombre de deux, sont divisés chacun deux fois et largement ouverts à leur partie supérieure.

Il y a les mêmes différences entre le *Dumortiera* et le *Marchantia* qu'entre le *Bucegia* et le *Preissia*, le *Dumortiera* n'ayant pas de rayons.

Les *Marchantia* exotiques (*Marchantia* (Linné) Ch. et R. Douin (1) emend.) ont un capitule à organisation analogue. Il n'en est plus de même dans le genre *Marchantiopsis*. A la simple vue des figures de Schiffner représentant le *Marchantia geminata* dont le capitule n'a que quatre lobes superposés à quatre involucres, on devine une organisation beaucoup plus simple : il n'y a très probablement que des cavités interinvolucrales qui envoient chacune des poils absorbants dans les sillons correspondants.

II. Appareils mâles.

Seuls, les appareils mâles des *Dumortiera*, *Bucegia*, *Preissia* et *Marchantia* possèdent un dispositif d'absorption de l'eau. Leur organisation est beaucoup plus simple que celle des appareils femelles. Je n'ai d'ailleurs étudié que le *Preissia* et le *Marchantia* n'ayant pu me procurer des échantillons frais des deux autres.

(1) Douin Ch. et R. Le *Reboulia hemispherica* Raddi (*Revue Gén. de Bot.*, Tome XXX, p. 135, 1918).

1° Type *Preissia*. — L'andrœcie du *Preissia*, de forme circulaire, est portée par un pédoncule légèrement excentrique ; celui-ci s'élargit insensiblement à sa partie supérieure et ses deux sillons s'y divisent une fois, puis s'ouvrent largement à la partie postero-inférieure du disque, où ils se continuent suivant quatre régions pilifères plus ou moins nettes protégées par des écailles (fig. 43). La surface antero-

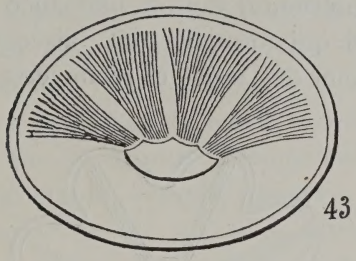


Fig. 43. — Diagramme montrant la disposition des poils absorbants dans le disque mâle du *Preissia*. Gr. 15.

inférieure du disque ne porte pas de poils absorbants (fig. 44 ; Pl. 31, phot. II ; Pl. 32, phot. I) et les anthéridies

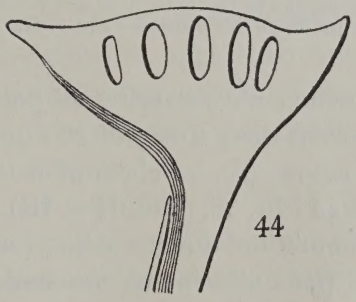


Fig. 44. — Coupe longitudinale schématique du disque du *Preissia*, passant par l'un des sillons pédonculaires. Gr. 15.

sont disposées suivant quatre séries en éventail placées au-dessus de chacune des régions pilifères.

En somme les poils absorbants naissent sous la plus

grande partie de la face inférieure de l'androecie et l'alimentation est uniquement directe.

2° Type *Marchantia*. — L'appareil mâle du *Marchantia* présente huit lobes arrondis, situés quatre par quatre de chaque côté du plan de symétrie et renfermant les anthéridies disposées suivant huit rangées rayonnantes. Toute la face inférieure du disque (sauf cependant une petite partie de sa région antérieure) donne naissance à de nombreux poils absorbants qui forment huit faisceaux placés exactement sous chacun des lobes et recouverts par des écailles

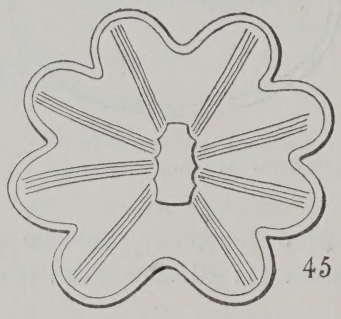


Fig. 45. — Diagramme montrant la disposition des faisceaux de poils absorbants dans le disque mâle du *Marchantia*. Gr. 15.

protectrices. Le pédoncule s'élargit à sa partie supérieure et ses sillons se divisent deux fois tout en s'ouvrant largement. On a ainsi huit sillons par où cheminent les huit faisceaux de rhizoïdes (fig. 45 ; Pl. 32, phot. II et III). Comme dans les autres cas d'alimentation directe déjà étudiés, une partie seulement de ces poils absorbants descend jusqu'au sol, les autres restant au contact des premiers.

Alors que le *Preissia* montrait quatre sillons et quatre régions pilifères sous son disque, il y en a huit sous celui du *Marchantia* dont l'appareil mâle doit, au même titre que l'appareil femelle, être considéré comme un double appareil de *Preissia*.

III. Expériences mettant en évidence le rôle de ces dispositifs d'absorption.

Dans une première série d'expériences, le substratum de cultures du *Marchantia polymorpha* mâle et femelle et du *Reboulia occidentalis* était arrosé avec une solution aqueuse d'éosine, en évitant soigneusement de mouiller les plantes. Peu de temps après cet arrosage, des coupes permettaient de constater la présence de l'éosine dans les poils absorbants des sillons et des cavités pilifères. Ces dispositifs servent donc bien à absorber l'eau.

Une deuxième série d'expériences m'a permis de mettre en évidence l'utilité de ce mode d'alimentation. D'une part, des tubes à essai étaient remplis, jusqu'à quelques centimètres des bords, de la solution nutritive des frères Marchal (1) et recouverts de coton de verre. D'autre part, il est facile de détacher délicatement du thalle les capitules et les disques en brisant le pédoncule dans sa partie inférieure et d'arracher en même temps le ou les faisceaux de rhizoïdes qui s'enfoncent dans le sol. Les appareils mâles et femelles ainsi détachés du thalle étaient placés sur le coton de verre, les poils absorbants plongeant *seuls* dans le liquide nutritif. J'ai pu ainsi faire vivre ces appareils pendant plus de quinze jours sans que les nouvelles conditions de vie influent sur la suite de leur développement : les sporogones sont parfaitement venus à maturité.

Par contre, les capitules du même *Marchantia*, placés dans les mêmes conditions, l'extrémité du pédoncule plongeant dans la solution nutritive, mais après que les faisceaux de rhizoïdes aient été arrachés, étaient rapidement flétris.

Le fonctionnement de ces dispositifs est en somme fort simple et tout à fait comparable à celui d'une masse de coton

(1) Marchal El. et Em. Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioïques *(Mém. cour. par Cl. Sc. Ac. Roy. de Belgique*, 2 séries, T. 1, 1906).

en relation avec une mèche plongeant dans le liquide qui imbibe l'ensemble.

On comprend donc quelle est la supériorité des Marchantiées possédant un dispositif d'absorption de l'eau sur celles qui n'en ont pas. Aussi peut-on voir, dans la nature, ces dernières remédier à cette imperfection en allongeant peu ou très tardivement le pédoncule de leur chapeau. En effet, celui des *Plagiochasma* et des *Clevea* reste toujours très court, en particulier dans certaines espèces comme le *Clevea Rousseliana*. Le *Lunularia* dont le pédoncule du chapeau, dépourvu également de sillon, est relativement long, ne l'allonge guère avant que les spores ne soient mûres.

Les capitules des Marchantiées, pourvus d'un appareil d'absorption de l'eau sont toujours longuement pédonculés et il est fort intéressant de remarquer que l'allongement du pédoncule est très tardif chez celles qui ne possèdent qu'un dispositif assez imparfait. L'exemple connu du *Fegatella* est des plus nets : on peut voir des capitules subsessiles ayant crevé le thalle qui les enveloppait et renfermant des sporogones complètement mûrs ; le pédoncule ne s'allonge qu'au dernier moment et très rapidement, dans le but de faciliter la dissémination des spores.

Par contre, lorsque le dispositif d'absorption est manifestement très perfectionné, par exemple dans le *Marchantia polymorpha*, le capitule est déjà porté par un long pédoncule alors qu'il est encore très jeune et que les sporogones sont loin d'être développés.

En résumé, les appareils mâles ont une organisation plus simple que celle des appareils femelles dont nous avons pu suivre les différents degrés de complication depuis les capitules réduits aux involucres soudés des *Clevea, Lunularia, Sauteria* et *Peltolepis* jusqu'à ceux des *Fegatella, Reboulia, Preissia* et *Marchantia*. Nous avons vu en même temps se perfectionner le dispositif d'absorption de l'eau dans la série du *Fegatella* au *Marchantia*.

Tous ces appareils ont une *symétrie bilatérale* bien qu'à première vue on puisse croire que certains d'entre eux possèdent une symétrie axiale. C'est là un fait intéressant à noter puisque, comme je vais maintenant le démontrer, les disques mâles pédonculés et les capitules femelles sont constitués par les bifurcations successives d'un même thalle qui, lui-même, présente une symétrie bilatérale.

CHAPITRE IV

INTERPRÉTATION DES APPAREILS MALES ET FEMELLES

Leitgeb (1 et 2) a émis le premier l'idée que le capitule femelle et le disque mâle d'un certain nombre de Marchantiées étaient formés par un *Zweigsystem*, c'est-à-dire par un système de ramifications, autrement dit par la soudure des ramifications d'un thalle, et tous les hépaticologues ont accepté ses idées, Voici quels sont les deux principes essentiels de la théorie de cet auteur :

1° Un capitule est formé par la concrescence de plusieurs ramifications de thalle lorsqu'il renferme des archégones groupés par places et disposés en séries centripètes ; Leitgeb a même réduit son principe aux archégones groupés par places.

2° Un disque mâle est constitué par plusieurs thalles soudés entre eux lorsque les anthéridies sont disposées en séries centrifuges.

Leitgeb a utilisé ces principes pour établir sa classification des Marchantiées qui est encore adoptée par tous les auteurs. Il a réuni dans le groupe des *Compositæ* celles dont les capitules femelles ou les disques mâles sont formés par plusieurs thalles. Ce sont les *Lunularia*, *Fegatella*, *Dumortiera*, *Preissia* et *Marchantia*. Toutes les autres possèdent, d'après lui, des appareils mâles et femelles formés

(1) Leitgeb H. Die Inflorescenzen der Marchantiaceen *(Sitzb. der K. Akad. der Wissensch.*, Bd. LXXXI, 1 Abt., 1880).

(2) Leitgeb H. *loc. cit.*

d'un seul thalle : c'est la raison pour laquelle Müller (1) les a plus tard réunies sous le nom de *Simplices* opposé à celui de *Compositæ*.

Dans un récent travail sur le capitule du *Marchantia polymorpha*, Ch. Douin (2) a montré que si les idées de Leitgeb étaient partiellement exactes, il n'en était plus de même de ses explications et aussi à quelles difficultés donnait lieu l'application des principes du même auteur qui n'a pu arriver à justifier ses dires. Ainsi, il a dû faire appel à des hypothèses embarrassées pour classer le *Peltolepis grandis* dans les *Simplices* malgré son chapeau à pédoncule creusé de deux sillons, et pour donner les raisons de la disposition tangentielle des sporogones dans le capitule du *Preissia*.

Comme le fait justement remarquer Ch. Douin, on ne saisit pas pourquoi le capitule du *Lunularia* serait formé de plusieurs thalles, tandis que celui du *Sauteria* qui en est très voisin ne serait constitué que par un seul, pourquoi le *Corbierella*, qui est la plus inférieure des Marchantiées par son appareil femelle subsessile, l'absence de sillon pédonculaire, la disposition des poils absorbants dispersés à la partie inférieure du disque femelle, serait — d'après les principes de Leitgeb — une Compositée alors que le *Grimaldia*, dont l'organisation est bien plus élevée, serait une Simplice.

Le *Fegatella* serait une Compositée à cause de son disque mâle. Or, j'ai montré (Voy. chap. II) que c'était à tort que Leitgeb (3), puis Cavers (4) et Bolleter (5) avaient cru que les anthéridies étaient disposées sur le disque en séries centrifuges, mais qu'elles étaient en fait disposées régulièrement et de plus en plus jeunes en allant vers le sommet du thalle où s'est formée cette androœcie.

(1) Müller K. *loc. cit.*
(2) Douin Ch. *loc. cit.*
(3) Leitgeb H. *loc. cit.*
(4) Cavers F. *loc. cit.*
(5) Bolleter E. *loc cit.*

En réalité, Leitgeb a tiré les principes de sa théorie de l'étude du *Marchantia polymorpha,* espèce dans laquelle les archégones sont effectivement groupés par places et les anthéridies disposées en séries centrifuges, mais lorsqu'il a voulu appliquer ces principes aux autres Marchantiées, il s'est heurté à des difficultés insurmontables et a souvent été amené à des conclusions erronées qui, cependant, ont été admises par Schiffner, Müller, Massalongo et tout récemment par Casarès Gil.

Gœbel (1) a apporté peu d'éclaircissements à la question et semble s'en tenir aux idées de Leitgeb. Il dit seulement à propos du *Marchantia polymorpha* que le pédoncule et les rayons du capitule ne sont autre chose que des portions de thalles repliées sur elles-mêmes.

Campbell a montré que le *Fimbriaria californica* Hampe (ses archégones sont groupés par places) avait un capitule composé et, plus récemment encore, Cavers (2) dans son étude sur le *Fegatella* considère, à juste titre, le capitule femelle comme un thalle plusieurs fois bifurqué. Il émet, en outre, l'idée que *les appareils femelles de toutes les Marchantiées sont constitués par un tel système de thalles, à l'exception toutefois de ceux du* Clevea *et du* Plagiochasma *qu'il considère comme* « simple dorsal outgrowth ».

I. Principes relatifs à l'interprétation des appareils mâles et femelles.

Si on admet qu'un capitule femelle ou un disque mâle est composé de plusieurs thalles, il faut absolument mettre en évidence l'existence de ceux-ci et montrer où se font les bifurcations successives par lesquelles un premier thalle a pu leur donner naissance. C'est ce que je me suis proposé de

(1) Gœbel K. Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen *(Arbeit des bot. Instituts in Würzburg,* S. 529, 1882).

(2) Cavers F. *loc. cit.*

faire dans l'interprétation des appareils mâles et des appareils femelles, interprétation qui repose sur des faits indiscutables.

1° Un thalle est formé, comme je l'ai indiqué dans le chapitre I, par une partie pleine, solide, la nervure, de part et d'autre de laquelle se trouvent les ailes ; à la partie supérieure du thalle sont des chambres aérifères avec leurs stomates et en dessous se trouvent deux sortes d'organes : des poils absorbants et des écailles protectrices disposées régulièrement de chaque côté du plan de symétrie ; les écailles présentent une languette qui se redresse au fond du sinus terminal de manière à recouvrir le point végétatif.

Chaque fois qu'on sera en présence de ces organes, on pourra dire qu'on a affaire à un thalle.

2° Un thalle se développe normalement par bifurcations successives et cela indéfiniment si les circonstances extérieures le lui permettent; il est facile de constater que certaines ramifications continuent à se bifurquer pendant que d'autres, au contraire, s'arrêtent dans leur développement. L'examen de la face inférieure du thalle et des rangées d'écailles permet de reconnaître facilement un début de bifurcation à ce que ces dernières sont en nombre double.

On peut observer directement et très facilement ces thalles et ces bifurcations dans certains disques mâles et capitules femelles, en particulier dans ceux du *Marchantia polymorpha*. Le disque mâle de ce dernier montre nettement sous sa face inférieure les rangées d'écailles et les poils absorbants caractéristiques. Le capitule femelle présente normalement neuf rayons, mais on peut fréquemment en rencontrer dix, onze et même encore davantage. Ces rayons supplémentaires sont dus à des bifurcations secondaires et sont souvent repoussés en dessous du capitule.

Le *Sauteria*, le *Peltolepis* offrent dans leur chapeau femelle des involucres bifurqués et souvent plusieurs de ces involucres restent rudimentaires.

3° Toute tige ou toute ramification de thalle d'Hépatique qui va fructifier se termine par un seul involucre renfermant un et souvent plusieurs archégones ; mais en aucun cas, on ne trouve plusieurs involucres groupés au sommet d'une même tige ou d'un même thalle. Dans le cas d'archégones groupés, ceux-ci se développent l'un après l'autre ; le premier développé étant généralement le premier fécondé, son sporogone se trouve aussi être le plus avancé, mais cette règle n'est ni générale, ni absolue. Ce n'est d'ailleurs qu'exceptionnellement que plusieurs archégones peuvent s'accroître et donner des sporogones *(Marchantia, Preissia)*, lorsqu'un accroissement intercalaire les écarte les uns des autres et leur permet de se développer. Dans la majorité des cas, un seul archégone arrive à maturité, mais il n'est pas rare d'en trouver deux dans les autres genres *(Reboulia, Grimaldia, Fimbriaria*, etc.). Je dois cependant reconnaître que l'involucre des *Lunularia* et *Corbierella* renferme assez souvent deux sporogones.

Il y aura donc plusieurs thalles dans le capitule lorsqu'il y aura plusieurs places à archégones, peu importe que ces places renferment chacune un ou plusieurs archégones.

II. Interprétation des appareils mâles.

A ce sujet, j'ai distingué plusieurs types d'androecies. Ce sont :

1° Type *Clevea*. — Les *Clevea* et *Sauteria* ont leurs anthéridies dispersées sur la partie médiane du thalle ; elles se développent en même temps que celui-ci et les plus jeunes se trouvent au voisinage du point végétatif alors que plus loin sur le thalle, on peut en trouver qui sont déjà complètement formées ; chaque anthéridie est enveloppée d'un involucre qui s'ouvre à la surface du thalle par un petit ostiole plus ou moins saillant et ces involucres sont séparés par du tissu stérile.

Ce type d'androecie est celui que l'on rencontre dans les *Riccia* et c'est indiscutablement le plus inférieur. Lorsque le thalle ne produit plus d'anthéridies, s'il ne donne pas d'appareil femelle, il continue à s'allonger et à se développer normalement.

2° Type *Grimaldia*. — Dans certains genres comme le *Grimaldia* et l'*Exormotheca*, les anthéridies sont groupées en une région quelque peu différenciée et plus ou moins allongée formant l'androecie. Celle-ci est nettement individualisée et parfois séparée du thalle stérile par une petite rainure périphérique; elle est quelquefois aussi protégée par de petites écailles. On peut, comme dans le type précédent, voir que les anthéridies sont de plus en plus jeunes à mesure qu'on approche de l'extrémité du thalle.

3° Type *Plagiochasma*. — L'androecie du *Plagiochasma* présente une forme définie et limitée, grossit en même temps que le thalle s'allonge et les anthéridies sont de plus en plus âgées à mesure qu'on s'éloigne du point végétatif. A ce type se rattachent les androecies du *Reboulia* et du *Peltolepis*.

Dans le type *Plagiochasma*, comme dans le type *Grimaldia*, *les androecies ne forment qu'une partie du thalle stérile*.

4° Type *Lunularia*. — Le *Lunularia* possède des disques mâles bien différenciés, rejetés de chaque côté du thalle, alternativement à droite et à gauche. Les anthéridies les plus jeunes sont encore à l'extrémité du disque vers le sommet du thalle. Ici, *l'androecie est constituée par un thalle spécial, mais unique* et l'examen de sa face inférieure en apporte une preuve décisive : on voit en effet insérées sur celle-ci deux séries d'écailles disposées de part et d'autre du plan de symétrie comme sous le thalle stérile ; ces écailles sont d'ailleurs beaucoup plus petites et bien différentes de celles du thalle stérile.

A ce type se ramène le disque mâle du *Fegatella* dont

j'ai déjà eu l'occasion de parler au début de ce chapitre. Là encore les écailles sont disposées comme celles du thalle ; il n'en serait pas de même si le disque était constitué par plusieurs ramifications : on observerait alors autant de doubles séries d'écailles que de branches de thalle.

5° Type *Preissia*. — Nous avons vu qu'un thalle développait en dessous tout le long de sa partie moyenne des radicules et des écailles protectrices. Le pédoncule de l'appareil mâle du *Preissia*, possédant à sa partie ventrale deux conduits remplis de radicules, doit donc être considéré comme formé par deux thalles accolés et soudés provenant de la bifurcation (bifurcation soudée) d'un thalle primitif dont j'ai montré l'origine (Voy. chap. II). Cela est d'autant plus vrai qu'en examinant la partie antérieure du pédoncule, on y trouve des chambres aérifères et souvent des stomates. Il est facile en observant la partie postérieure d'un de ces appareils mâles de suivre ces thalles-pédoncule et de les voir se bifurquer chacun une fois à la naissance du disque en donnant les quatre régions pilifères. De plus, les anthéridies sont disposées suivant quatre rangées correspondant à ces quatre régions et les plus jeunes se trouvent à l'extrémité des ramifications du disque qui nous apparaît ainsi comme *formé par quatre thalles* en éventail.

6° Type *Marchantia*. — L'appareil mâle du *Marchantia* est assez semblable au précédent malgré la différence d'aspect qu'ils peuvent offrir au premier abord. Toutefois les deux thalles pédonculaires, au lieu de se bifurquer une fois seulement, se bifurquent deux fois pour constituer le disque qui présente normalement huit divisions très nettes, montrant en dessous des poils absorbants recouverts par des écailles ; en outre, ces huit thalles sont rayonnants et non en éventail.

On peut donc dire que le disque mâle du *Marchantia* est *constitué par huit thalles soudés* et l'équivalent de deux disques du *Preissia*.

Souvent certains échantillons ne présentent que quatre divisions, indiquant qu'il y a eu une bifurcation en moins. Ces disques sont donc, comme ceux du *Preissia*, formés par quatre thalles soudés.

III. Interprétation des appareils femelles.

Dans cette partie de mon travail, j'ai considéré successivement deux groupes bien distincts : les Marchantiées non sillonnées, c'est-à-dire celles dont le capitule est porté par un pédoncule plein et les Marchantiées sillonnées dont le pédoncule du chapeau est creusé de un ou deux sillons (M. unisillonnées et M. bisillonnées).

A. — Marchantiées non sillonnées.

Ces Marchantiées ne renferment que les trois genres *Lunularia*, *Clevea* et *Plagiochasma*. J'ai indiqué dans l'historique de ce chapitre que , aussi bien d'après Leitgeb que d'après Cavers, le capitule du *Lunularia* était composé de plusieurs thalles. C'est là un fait exact, mais la raison n'est pas du tout celle que donne Leitgeb. En effet le capitule femelle du *Lunularia* montre bien quatre groupes d'archégones, mais ces groupes ne sont pas comparables à ceux du *Marchantia* : les archégones restent serrés les uns contre les autres et généralement un seul, assez souvent deux arrivent à maturité.

J'ai fait remarquer que tout involucre terminait une ramification. C'est la véritable raison pour laquelle le chapeau femelle du *Lunularia* doit être considéré comme formé par quatre thalles. Le thalle pédoncule se bifurque deux fois successivement à son sommet donnant les quatre thalles rudimentaires qui se terminent chacun par un involucre.

Tous les faits que je viens d'exposer obligent absolument à interpréter de la même façon, d'après les mêmes principes, les capitules du *Clevea* et du *Plagiochasma*.

Dans le *Clevea*, le thalle qui donne naissance au chapeau se bifurque deux fois comme dans le *Lunularia* pour développer normalement quatre involucres.

Chez le *Plagiochasma*, on n'observe normalement qu'une seule bifurcation : le capitule n'est constitué que par deux involucres et assez souvent une des ramifications avorte ; mais on peut aussi trouver des capitules à trois ou quatre involucres.

En résumé, *le capitule des Marchantiées non sillonnées se compose toujours d'un thalle une ou deux fois bifurqué.*

B. — Marchantiées sillonnées.

a) *Marchantiées unisillonnées.*

Dans toutes ces Marchantiées, le pédoncule montre nettement la structure d'un thalle telle que je l'ai définie. Il représente donc un seul thalle qui se bifurque dans le capitule et chacune des ramifications se termine par un archégone ou un groupe d'archégones. Il y a lieu de distinguer les trois types suivants.

1° Type *Fegatella*. — Le thalle-pédoncule se bifurque trois fois à son sommet, ce qui donne huit thalles terminés chacun par un archégone ; de la base de chacun des archégones naît une pousse subflorale se développant solidairement avec le thalle correspondant, ce qui fait que le capitule du *Fegatella* est *formé de seize thalles*.

Cette assertion est justifiée par ce fait que *les sporogones sont complètement inclus dans le capitule qui forme les involucres*, ce qui serait impossible s'il n'y avait que des bifurcations successives. En effet, la partie interne du capitule présente une structure de thalle comme la partie externe, avec cette différence que cette dernière porte des chambres aérifères avec stomates composés, tandis que l'autre donne des poils absorbants, ce qui d'ailleurs est très naturel : les poils absorbants sont en effet fonction d'un support humide,

tandis que les chambres aérifères sont fonction de l'air et de la lumière.

A ce type se rattachent l'*Exormotheca* et le *Corbierella* qui en diffèrent seulement parce que le pédoncule de leur chapeau ne se bifurque qu'une fois avec une pousse subflorale pour chaque branche.

2° Type *Sauteria*. — Dans le *Sauteria*, le thalle-pédoncule se bifurque deux ou trois fois à son extrémité pour former jusqu'à huit thalles au sommet desquels naissent les archégones ; il pourra y avoir jusqu'à huit sporogones autour desquels se développent les involucres dont la juxtaposition constitue le capitule. Très souvent, comme dans beaucoup d'autres genres, il ne se développe que quelques-uns de ces huit thalles ; il est d'ailleurs toujours facile de distinguer à la partie supérieure du capitule les bifurcations.

3° Type des *autres Marchantiées unisillonnées*. — Les deux ou trois bifurcations successives du pédoncule donnent jusqu'à huit thalles qui, en s'allongeant, rejettent en dessous les archégones.

b) Marchantiées bisillonnées.

1° Type *Peltolepis*. — Le capitule présente ordinairement de quatre à huit involucres. Suivant le principe énoncé précédemment, il sera formé de quatre à huit thalles et normalement, il devrait y avoir quatre ou huit involucres indiquant deux ou trois bifurcations successives. Mais là aussi, certains involucres restent rudimentaires, ce qui détruit la symétrie du capitule.

Dans le chapeau femelle du *Peltolepis*, la première bifurcation a lieu à la base du pédoncule, qui est formé de deux thalles soudés longitudinalement comme le prouve la présence des deux sillons remplis de poils absorbants. Il en est de même dans toutes les Marchantiées bisillonnées et cela aurait dû suffire à Leitgeb pour ne pas classer le *Peltolepis*

dans les *Simplices;* mais devant le fait que les archégones sont *isolés* chacun dans un involucre, au lieu d'être *groupés*, il a négligé le caractère très important des sillons et déclaré, à tort, ce genre anormal. En effet, d'après Leitgeb, un des thalles-pédoncule avorte ; s'il en était ainsi, les poils absorbants de tout le capitule se rendraient dans un seul sillon ; or, la photographie II de la planche 27 montre clairement que les rhizoïdes de la moitié droite du capitule se rendent dans le sillon droit du pédoncule et ceux de la moitié gauche dans le sillon gauche. La deuxième bifurcation a lieu au sommet du pédoncule et la troisième se fait un peu plus loin, comme on le voit à la partie supérieure du capitule réduit aux involucres juxtaposés.

2° Type *Preissia*. — J'ai expliqué le disque mâle du *Preissia* par la soudure de quatre ramifications de thalle provenant de la bifurcation des deux thalles-pédoncule.

A première vue, on reconnaît que l'appareil femelle, par sa position à l'extrémité des ramifications du thalle et par son pédoncule bisillonné, est à peu près homologue de l'appareil mâle. On est tout d'abord amené à supposer qu'il est formé par quatre thalles. En effet le capitule présente quatre rayons renfermant les poils absorbants et quatre lobes intermédiaires protégeant chacun un involucre. Voici quelles sont les bifurcations successives qui donnent ce capitule : les deux thalles pédonculaires se bifurquent une fois, ce qui donne les quatre lobes sous lesquels se trouvent rejetés les involucres. Chacun de ces quatre thalles se ramifie à nouveau par une *bifurcation contrariée* et les huit branches ainsi formées se soudent deux à deux, la branche droite issue d'un thalle avec la branche gauche née du thalle voisin. On voit ici une différence morphologique très nette entre les lobes et les rayons : les premiers sont formés d'un seul thalle et les seconds par deux thalles soudés ; j'ai indiqué précédemment une différence fonctionnelle : les lobes protégeant les

involucres, les rayons renfermant les poils absorbants. L'existence de chacun des deux thalles soudés constituant un rayon est démontrée par les faisceaux de rhizoïdes : j'ai montré en effet *la présence dans chaque rayon de deux faisceaux de poils absorbants se rendant dans deux sillons différents*, ce qui est la preuve indiscutable qu'ils appartiennent à deux thalles différents.

Le capitule du *Preissia* est donc *formé de huit thalles* qui proviennent de trois bifurcations successives, la dernière étant une bifurcation contrariée.

3° Type *Marchantia*. — Dans le chapeau femelle du *Marchantia polymorpha*, les deux thalles-pédoncule se bifurquent trois fois. Normalement le capitule possède neuf rayons ; entre ces rayons, excepté entre les deux rayons antérieurs se trouvent les involucres qui sont ainsi au nombre de huit et placés par moitié de chaque côté du plan de symétrie. Ils nous indiquent bien la présence de huit ramifications de thalle terminées chacune par un groupe d'archégones.

Chacun des huit thalles considérés donne à son tour naissance — comme ceux du chapeau femelle du *Preissia* — à une bifurcation contrariée par le développement des archégones, dont chaque branche se soude à la branche la plus proche de la bifurcation contrariée voisine qui se produit en même temps ; toutefois, les deux ramifications antérieures restent isolées et indiquent ainsi la place du plan de symétrie du chapeau par l'absence d'involucre entre elles. Ces ramifications sont, comme je l'ai exposé, des *demi-rayons* et renferment chacune *un seul faisceau de poils absorbants*, alors que les sept autres en contiennent deux, ce qui prouve bien qu'ils sont formés de deux thalles soudés. Ces deux rayons antérieurs ne sont pas produits, ainsi que l'affirme Leitgeb, par la bifurcation d'un même thalle attendu que *les deux faisceaux de rhizoïdes s'en vont, l'un dans le sillon*

droit du pédoncule, l'autre dans le sillon gauche; ce fait constitue une preuve irréfutable

Il y a donc dans le capitule du *Marchantia* seize faisceaux de poils absorbants indiquant la présence de *seize thalles* provenant des quatre bifurcations successives d'un même thalle. La première a lieu dès la base du pédoncule, la deuxième et la troisième se font à son extremité pour former la partie non divisée du capitule, la quatrième à la périphérie de cette dernière pour donner les rayons. Parfois une bifurcation anormale vient encore s'intercaler entre la troisième et la quatrième : certaines des huit ramifications fructifères se bifurquent et on a ainsi des capitules anormaux à dix, onze et même douze rayons.

Il résulte donc des faits que je viens d'exposer que *le capitule femelle de toutes les Marchantiées est* — contrairement aux idées actuelles — *toujours formé par la condensation des ramifications d'un thalle,* dont il est facile de retrouver les bifurcations successives.

En résumé le capitule le plus simple, celui du *Corbierella* est forme généralement de deux thalles soudés résultant d'une seule bifurcation ; il en est de même de celui du *Plagiochasma.* Celui des autres Marchantiées non sillonnées est formé par deux bifurcations successives, c'est-à-dire quatre thalles.

Dans les Marchantiées sillonnées, on peut reconnaître qu'il y a eu au cours du développement deux ou trois bifurcations successives et même quatre dans le *Marchantia polymorpha,* révélant l'existence de quatre, huit ou seize thalles dans leur capitule. Dans le *Fegatella* il y a aussi seize thalles, mais huit d'entre eux sont des pousses subflorales.

Seuls les disques mâles pédonculés sont véritablement homologues des chapeaux femelles et formés de plusieurs thalles, quatre pour celui du *Preissia,* huit pour celui du *Marchantia.*

Les androecies sessiles du *Lunularia* et du *Fegatella* sont formées par un seul thalle ; quant aux autres androecies sessiles, elles font partie intégrante du thalle stérile dont elles occupent seulement une partie différenciée.

On peut donc retrouver dans les disques et les capitules des Marchantiées la plupart des modes de ramification du thalle que j'ai exposés dans le chapitre I (bifurcations à branches égales et inégales, bifurcation soudée, bifurcation contrariée, pousse subflorale).

CHAPITRE V

CLASSIFICATION

Dans la classification due à Leitgeb et adoptée par Schiffner (1), Müller (2), Macvicar (3), Casarès Gil (4), les Hépatiques sont divisées en trois sous-classes :

1. *Marchantiales.*
2. *Jungermanniales.*
3. *Anthocerotales.*

Les *Marchantiales* se partagent elles-mêmes en deux familles.

1. *Ricciaceæ.*
2. *Marchantiaceæ* (s. ampl.).

et cette dernière famille comprend :

1. *Targionioideæ* (Targioniées).
2. *Corsinioideæ* (Corsiniées).
3. *Marchantioideæ* (Marchantiées).

Ce sont les Marchantiées qui ont fait l'objet de mes recherches.

I. Caractères généraux des Marchantiacées.

a) Thalle constitué comme je l'ai indiqué dans le premier chapitre par une partie axiale épaissie (nervure) et deux

(1) Schiffner V. *loc. cit.*

(2) Müller K. *loc. cit.*

(3) Macvicar S. The Student's Handbook of British Hepatics (Eastbourne, 1912).

(4) Casarès Gil. *loc. cit.*

régions latérales amincies (ailes), présentant en dessus des chambres aérifères et des stomates, en dessous des rhizoïdes et des écailles. Celles-ci naissent toujours sur deux rangs et c'est là un caractère qui distingue les Marchantiacées des Ricciacées dont les écailles, lorsqu'elles existent, naissent successivement une à une à l'extrémité du thalle ; elles se divisent ensuite plus ou moins régulièrement par suite du développement du thalle qui rejette latéralement les deux parties de chaque écaille.

b) Sporogone complet, c'est-à-dire formé d'une racine, d'un pédicelle et d'une capsule. Les Ricciacées ont un sporogone réduit à sa capsule, sans pédicelle, avec une racine aplatie et rudimentaire. C'est en raison de ce dernier caractère, supérieur au premier, qu'on classe parmi elles le *Tesselina pyramidata* dont le thalle a cependant une constitution semblable à celle des Marchantiacées.

II. Caractères distinctifs des trois subdivisions des Marchantiacées.

Les Targioniées ont leurs archégones *portés directement par le thalle stérile* et toujours *terminaux,* ce qui arrête le développement du thalle. Un seul sporogone se développe entouré d'un involucre bivalve.

Dans les Corsiniées, les archégones, dont la naissance est surapicale, sont encore *portés directement par le thalle stérile ;* ils sont *groupés par places sur la partie médiane et longitudinale du thalle qui continue à s'accroître.*

Les Marchantiées sont caractérisées par *la présence d'un appareil fructifère spécial* qui suffit à les séparer très nettement, non seulement des deux premiers groupes. mais encore de toutes les autres Hépatiques, ce qui en fait un groupe des plus naturels.

En réalité, ces trois groupes sont tellement distincts qu'on

devrait en faire des familles : les Targioniacées, les Corsiniacées et les Marchantiacées (Marchantiées auct.).

Je vais maintenant exposer et critiquer la classification des Marchantiées, puis donner une nouvelle classification plus rationnelle pouvant être utilisée comme clef des genres.

III. Exposé et critique de la classification des Marchantiées.

Nees ab Esenbeck (1) a divisé les Marchantiées en Lunulariées (*Lunularia* et *Plagiochasma*) et Jecorariées (tous les autres genres). Cette division était fort logique : elle correspondait aux Marchantiées non sillonnées (le *Clevea* était inconnu de Nees) et aux Marchantiées sillonnées.

Dumortier (2) dans ses « *Hepaticæ europeæ* » a conservé les mêmes groupements.

Spruce (3) a donné une importance spéciale à l'involucre et au périanthe.

Stephani (4) n'indique dans son « *Species Hepaticarum* » aucune classification. Il place les Marchantiées dans un large groupe, auquel il donne le nom d' « *Anacrogynæ* ». Aucune Marchantiée n'est vraiment anacrogyne. Les Marchantiées Involucrées sont nettement acrogynes ; les autres sont subacrogynes comme je l'ai montré dans le chapitre II.

Lacouture (5) divise les Marchantiées de France en trois groupes : les Marchantiées proprement dites qui ont des corbeilles à propagules, les Fegatellées qui ont une capsule s'ouvrant par des valves et les Rebouliées dont la capsule s'ouvre par un opercule.

(1) Gottsche, Lindenberg et Nees ab Esenbeck. Synopsis Hepaticarum (p. 507 et suiv., 1846).

(2) Dumortier. Hepaticæ europeæ (p. 147 et suiv., 1874).

(3) Spruce R. Hepaticæ of the Amazon and of the Andes of Peru and Ecuador (London, 1885).

(4) Stephani. Species Hepaticarum (en cours de publication depuis 1900 dans le *Bulletin de l'Herbier Boissier*).

(5) Lacouture. *loc. cit.*

J'arrive maintenant à la classification des Marchantiées adoptée actuellement par tous les hépaticologues. Elle est due à Leitgeb qui les divise en trois groupes :

1. *Astroporæ.*
2. *Operculatæ.*
3. *Compositæ.*

Le premier groupe est caractérisé essentiellement par les stomates des chambres aérifères du thalle : ces stomates ont un aspect étoilé qui est dû à ce que leurs parois radiales sont assez fortement épaissies.

Le deuxième groupe est fondé sur la déhiscence capsulaire et renferme les Marchantiées dont les capsules s'ouvrent à maturité par la chute d'un opercule.

Müller a réuni ces deux groupes sous le nom de *Simplices.*

Le troisième groupe réunit toutes les autres Marchantiées qui, seules, posséderaient un capitule formé de plusieurs thalles.

Les Astroporées renferment les genres *Peltolepis, Sauteria* et *Clevea.* Or, une espèce du genre *Clevea (C. hyalina* (Somm.) S. O. Lindb.) possède les stomates étoilés à parois épaissies caractéristiques du groupe alors qu'une autre espèce *(C. Rousseliana)* a des stomates à parois minces.

De plus, fait extrêmement important, des *Clevea hyalina,* des *Sauteria alpina* et des *Peltolepis grandis* rapportés du col de la Vanoise et de la Gemmi et cultivés à l'ombre et à l'humidité ne présentèrent plus de stomates étoilés : leurs cellules stomatiques avaient toutes des parois minces. Par contre le *Clevea Rousseliana* cultivé au soleil a des stomates étoilés.

Un caractère susceptible de varier avec les circonstances extérieures, incapable même de bien caractériser une espèce, ne peut pas être utilisé dans une bonne classification pour caractériser un groupe important.

Aussi les trois genres d'Astroporées sont-ils très différents par leur constitution. Le tableau comparatif ci-dessous suffira à s'en rendre compte et à faire ressortir que ce groupe est tout à fait artificiel.

Clevea	*Sauteria*	*Peltolepis*
1) Appareil femelle rejeté sur le thalle qui continue à s'allonger.	1) Appareil femelle situé à l'extrémité du thalle qui cesse de se développer.	1) Appareil femelle situé à l'extrémité du thalle qui cesse de se développer.
2) Pédoncule plein.	2) Pédoncule à un sillon.	2) Pédoncule à deux sillons.
3) Pas de dispositif d'absorption de l'eau.	3) Dispositif d'absorption de l'eau à alimentation indirecte.	3) Dispositif d'absorption de l'eau à alimentation directe.
4) Anthéridies dispersées sur la partie médiane et longitudinale du thalle.	4) Anthéridies dispersées sur la partie médiane et longitudinale du thalle.	4) Anthéridies groupées en un disque situé sur le thalle en arrière de l'appareil femelle.

Quelle est la valeur du deuxième groupe ? Ainsi que l'a fort bien vu Andræas John (1), toutes les Marchantiées ont une capsule operculée. Cet opercule est plus ou moins large et se distingue du reste de la capsule parce qu'il est formé de plusieurs couches de cellules. Lorsque la capsule a atteint sa maturité, il tombe ; s'il est petit, comme dans le plus grand nombre des Marchantiées, la masse des spores et les fibres radiales, qui existent très souvent, font éclater la paroi capsulaire qui se divise en valves irrégulières et facilite ainsi la dissémination des spores. Par contre, si l'opercule est large, la paroi de la capsule reste entière ou à peu près entière après la chute de l'opercule. C'est le cas des Operculatées auxquelles appartiennent les genres *Reboulia*, *Grimaldia*, *Fimbriaria*, *Neesiella* et *Plagiochasma*. L'opercule du *Plagiochasma rupestre* est encore relativement grand, mais la paroi capsulaire se déchire en valves très irrégulières. En outre, le *Plagiochasma* possède des stomates étoilés : on aurait donc pu aussi bien le mettre dans le premier groupe.

(1) Andræas John. Ueber den Bau der Wand und die Oeffnungsweise des Lebermoossporogoniums *(Flora*, Bd. 86, S. 161-213, mit Taf. XII, 1899).

Par l'ensemble de ses caractères, il s'écarte tout à fait des quatre autres genres d'Operculatées comme le montre le tableau ci-dessous :

Plagiochasma	*Reboulia, Grimaldia, Fimbriaria, Neesiella*
1) Stomates des chambres aérifères à parois radiales épaissies.	1) Stomates des chambres aérifères à parois radiales minces.
2) Appareils mâles et femelles disposés les uns à la suite des autres sur le milieu du thalle qui continue à s'allonger.	2) Appareils femelles toujours isolés et situés à l'extrémité des ramifications du thalle qui cesse vite de se développer ; androcies rarement placées l'une à la suite de l'autre.
3) Capitules réduits à la soudure des involucres réunis par une très petite partie de thalle avec stomates.	3) Capitules lobés ayant une véritable structure de thalle avec chambres aérifères et stomates composés.
4) Pédoncule plein.	4) Pédoncule creusé de un sillon.
5) Pas de dispositif d'absorption de l'eau dans le capitule.	5) Présence dans le capitule d'un dispositif d'absorption de l'eau à alimentation indirecte.

Enfin, pour achever de prouver combien ce caractère de l'opercule est insuffisant pour justifier la création du groupe des Operculatées, je citerai encore l'exemple du *Sauteria alpina*. Cette espèce a des capsules munies d'un opercule assez grand et pourrait, à ce point de vue, rentrer dans les Operculatées aussi bien que le *Plagiochasma*. Ce caractère du large opercule pourrait permettre de constituer un groupe de moindre importance à la condition d'en exclure le *Plagiochasma* complètement différent de tous les autres genres du groupe des Operculatées.

Le groupe des Compositées renferme les genres les plus variés et les plus différents. Il a été créé par Leitgeb pour réunir les Marchantiées possédant un disque mâle ou un capitule femelle formé par un *Verzweigungsystem*, ce que l'on reconnaît aux anthéridies disposées en séries centrifuges ou aux archégones groupés et disposés en séries centripètes, les plus âgés à la périphérie et les plus jeunes vers le pédoncule. Or, cette disposition des archégones, signalée

la première fois par Mirbel (1), ne se réalise que dans le *Marchantia* à la suite de développements secondaires (Voy. chap. II) car, au début, ces archégones sont subterminaux et groupés à la périphérie du capitule (Pl. 24, phot. I). Ce n'est qu'à la fin du développement que les archégones sont bien disposés en séries centripètes. Quoi qu'il en soit, j'ai montré dans le chapitre précédent que, *si les disques mâles pédonculés seuls étaient formés de plusieurs thalles condensés* (jusqu'à huit dans le *Marchantia polymorpha*), par contre, *les capitules femelles de tous les genres sans exception étaient formés par plusieurs ramifications d'un même thalle.* En conséquence, toutes les Marchantiées devraient faire partie des Compositées, et, par suite, ce groupe devient inexistant.

A titre d'exemple, je me contenterai de comparer parmi la douzaine de genres qui rentrent dans les Compositées les quatre suivants :

Lunularia	*Fegatella*	*Dumortiera*	*Marchantia*
1) Capitule strictement réduit aux involucres soudés.	1) Capitule de forme conique possédant des chambres aérifères et des stomates.	1) Capitule présentant 6-10 lobes et possédant des chambres aérifères et des stomates.	1) Capitule présentant normalement 9 rayons et possédant des chambres aérifères et des stomates.
2) Pédoncule du chapeau femelle non sillonné et situé sur le thalle.	2) Pédoncule du chapeau femelle unisillonné et situé à l'extrémité du thalle.	2) Pédoncule du chapeau femelle bisillonné et situé à l'extrémité du thalle.	2) Pédoncule du chapeau femelle bisillonné et situé à l'extrémité du thalle.
3) Pas de dispotif d'absorption de l'eau.	3) Un dispositif d'absorption de l'eau à alimentation indirecte.	3) Un dispositif d'absorption de l'eau à alimentation directe.	3) Un dispositif d'absorption de l'eau à alimentation directe.
4) Disques mâles sessiles.	4) Disques mâles sessiles.	4) Disques mâles pédonculés (deux sillons).	4) Disques mâles pédonculés (deux sillons).
5) Stomates simples.	5) Stomates simples dans le thalle, composés dans le capitule.	5) Ni chambres aérifères, ni stomates dans le thalle.	5) Stomates du thalle et du capitule en tonnelet.

(1) Mirbel. *loc. cit.*

On voit donc par ce tableau que ces quatre genres ne possèdent aucun caractère commun qui n'appartienne en même temps à toutes les Marchantiées. Il en est de même des autres genres.

Le *Fimbriaria californica*, d'après les dessins de Howe (1), a des archégones groupés par places; ce serait donc une Compositée. Ainsi dans le genre *Fimbriaria* certaines espèces feraient partie des Operculatées alors qu'une autre espèce ferait partie des Compositées. Cet exemple à lui seul est suffisant pour apprécier la valeur du groupe.

Enfin, l'*Exormotheca pustulosa* a été placé par Schiffner dans les Astroporées (j'avoue ne pas en savoir la raison puisque cette Marchantiée n'a pas de stomates étoilés, mais des chambres aérifères hautement saillantes) et par Müller dans les Compositées parce que les archégones sont groupés par place dans le capitule. Ceci montre que les auteurs ne s'entendent pas du tout sur le groupe, ce qui n'arriverait pas s'il possédait des caractères précis.

De ce qui précède, il résulte indiscutablement que cette classification des Hépatiques ne peut être conservée. Aussi ai-je voulu en proposer une autre.

IV. Nouvelle classification.

La nouvelle classification est fondée essentiellement sur trois caractères de premier ordre qui appartiennent à l'appareil fructifère et sont absolument constants. Ce sont :

1) L'origine et la place de l'appareil fructifère.

2) La constitution du capitule.

3) La présence ou l'absence des sillons dans le pédoncule.

Dans une note à l'Académie des Sciences (2), j'ai déjà

(1) Howe M. A. *loc. cit.*

(2) Douin R. *loc. cit.*

donné une idée de cette classification en divisant les Marchantiées en *Marchantiées acrogynes* et *Marchantiées anacrogynes* par analogie avec les deux subdivisions des Jungermanniacées. J'envisageais en cette occasion non plus *la position des archégones,* mais *celle de l'appareil fructifère* particulier aux Marchantiées. Chez certaines, en effet, l'appareil fructifère — je l'ai montré dans le chapitre II — est toujours ventral subterminal, et, lorsqu'il commence à se développer, le thalle cesse de s'accroître de sorte que cet appareil femelle devient en fait terminal. Chez les autres, au contraire, il est primitivement dorsal subterminal, mais comme le thalle continue à s'allonger, il se trouve, en même temps qu'il grossit, comme rejeté en arrière du point végétatif du thalle et on peut souvent voir sur une même ramification plusieurs appareils femelles à différents états de leur développement.

Les expressions de *Marchantiées acrogynes* et *anacrogynes,* étant employées ici dans un sens différent de celui qui leur est donné dans la classification des Jungermanniacées, étaient susceptibles de prêter à confusion ; aussi ai-je préféré les remplacer par celles de *Marchantiées sillonnées* et *non sillonnées* qui, elles, ne prêtent à aucune ambiguité tout en notant un caractère important. Dans les premières, le pédoncule du chapeau est creusé de un ou deux sillons, tandis que dans les secondes, il est toujours plein (1).

Schiffner a entrevu la possibilité d'une telle subdivision des Marchantiées ; mais il ne s'y est pas arrêté et a écrit : « *Leitgeb hat eine andere weit natürlichere Gruppierung vorgeschlagen...* » Je crois avoir cependant montré d'une

(1) Il y a lieu cependant de remarquer que le g. *Lunularia* ne s'accorde pas avec les deux groupes ainsi formés, attendu que si son pédoncule n'est pas sillonné, la naissance du thalle femelle qui le porte est ventrale subterminale comme dans les Marchantiées sillonnées. C'est donc un genre intermédiaire qui devrait être placé à part ; je l'ai cependant laissé dans le premier groupe en raison de la commodité du caractère des sillons pour la détermination.

façon définitive combien les groupes de Leitgeb étaient peu naturels.

La constitution du capitule m'a permis de créer des subdivisions qui réunissent les genres présentant les plus grandes affinités entre eux.

J'ai ainsi divisé les *Marchantiées non sillonnées* en deux tribus : celle des *Involucrées,* caractérisée par la présence d'un capitule réduit à la soudure des involucres enveloppant les sporogones ; et celle des *Subinvolucrées*, chez lesquelles le chapeau femelle possède à sa partie supérieure une indication de lobes représentée par ce qu'on appelle l' « impression » du capitule.

Les *Marchantiées sillonnées* qui sont beaucoup plus nombreuses ont été partagées, grâce au même caractère, en quatre tribus :

1) Les *Marchantiées Inférieures* ont des sporogones enfouis dans la masse du capitule qui présente entièrement une structure de thalle avec des stomates en dessus et des poils absorbants en dessous ; ceux-ci ne sont pas localisés dans des cavités pilifères spéciales et naissent de presque toute la masse interne du capitule.

2) Les *Marchantiées Involucrées* ont leur chapeau formé par la concrescence des involucres juxtaposés sans aucune partie de thalle au dessus.

3) Les *Marchantiées Lobées* sont caractérisées par les saillies arrondies ou lobes plus ou moins nets de leur capitule ; ces lobes présentent la structure d'un thalle et recouvrent toujours les involucres qui sont dépourvus de chambres aérifères et de stomates.

4) Les *Marchantiées Rayonnées* ou *Marchantiées Supérieures* possèdent des capitules à structure de thalle et montrant des rayons plus ou moins saillants qui renferment chacun une cavité pilifère.

TABLEAU DES GROUPES

Ce tableau résume les caractères des divers groupes de la classification proposée.

\+ Pédoncule non sillonné et situé sur le thalle :

Marchantioideæ non sulcatæ

× Capitule réduit aux involucres soudés sans aucune partie à structure de thalle ; anthéridies dispersées ou androœcies rejetées latéralement. . 1 — *Involucratæ (non sulcatæ.)*

× Capitule constitué par les involucres qui sont réunis à leur base par une petite partie à structure de thalle plus ou moins arrondie avec chambres aérifères et stomates; appareils mâles et femelles situés sur la partie médiane et longitudinale du thalle. . 2 — *Subinvolucratæ.*

\+ Pédoncule sillonné et situé à l'extrémité du thalle :

Marchantioideæ sulcatæ

● Sporogones enfouis dans le capitule qui présente entièrement la structure caractéristique des thalles avec des chambres aérifères et stomates en dessus ou en dehors et des poils absorbants en dessous ou en dedans. 3 — *Inferiores.*

● Capitule strictement réduit aux involucres soudés par leurs bases . . . 4 — *Involucratæ (sulcatæ).*

● Capitule montrant extérieurement une partie à structure de thalle avec chambres aérifères et stomates composés, et en dessous des involucres sans chambres ni stomates ; à la périphérie se voient des lobes plus ou moins nets. . . . . 5 — *Lobatæ.*

● Capitule ayant la même composition que dans le groupe précédent, mais montrant en plus des rayons renfermant les cavités pilifères. . . . . 6 — *Radiatæ.*

TABLEAU DES GENRES

1 — *Involucratæ (non sulcatæ)*

● Appareils femelles situés l'un derrière l'autre sur la partie médiane et longitudinale du thalle. Anthéridies à ostioles saillants dispersées sur la partie médiane du thalle. . . . . *Clevea.*

● Appareils mâles ou femelles rejetés alternativement et régulièrement à droite et à gauche sur le côté du thalle. Capitule formé par quatre involucres disposés en croix. Corbeilles à propagules semilunaires . . . . . *Lunularia.*

2 — *Subinvolucratæ*

Ne comprennent qu'un seul genre. Les appareils mâles ou femelles sont situés l'un derrière l'autre sur la partie médiane et longitudinale du thalle. *Plagiochasma.*

3 — *Inferiores*

§ Involucres dressés et généralement au nombre de deux. Thalle stérile à chambres aérifères formant en dessus une haute saillie conique. Androecies allongées sur le milieu du thalle. Appendice des écailles lancéolé.

+ Capitule subsessile de forme plus ou moins hémisphérique. Poils absorbants naissant de sa partie inférieure . . . . . *Corbierella.*

+ Capitule pédonculé et plus ou moins invaginé autour du sommet du pédoncule. Rhizoïdes naissant dans cette invagination . . . . *Exormotheca.*

§ Involucres pendants et nombreux (jusqu'à huit). Capitule conique. Chambres aérifères du thalle peu saillantes, mais très grandes et visibles à l'œil nu. Androecies elliptiques et rejetées latéralement. Appendice des écailles plus ou moins elliptique . . . . . *Fegatella.*

4 — *Involucratæ (sulcatæ)*

+ Un seul sillon pédonculaire. Anthéridies dispersées sur la partie médiane et longitudinale du thalle, chacune dans un involucre terminé par un petit ostiole saillant . . . . . *Sauteria.*

+ Deux sillons dans le pédoncule. Androecies petites, arrondies et situées ordinairement un peu en arrière de l'appareil fructifère. . . . . *Peltolepis.*

5 — *Lobatæ*

§ Pédoncule à un seul sillon. Androecies sessiles (Operculatées des auteurs, *Plagiochasma* exclu).

× Pas de périanthe autour des sporogones

— Androecies en forme de cœur arrondi. Lobes du capitule très net. Thalle large (6-10$^{m}/_{m}$) . . . . . *Reboulia.*

— Androecies plus ou moins arrondies à l'extrémité d'un rameau ventral libre ou rejetées latéralement (d'après Massalongo). Capitules globuleux à lobes peu ou pas accusés extérieurement. Thalle étroit (2-5 $^{m}/_{m}$) . . . . . *Neesiella.*

— Androecies allongées sur le milieu du thalle. Capitule globuleux. Thalle étroit (2-5 $^{m}/_{m}$) . . . . . *Grimaldia.*

× Périanthes longuement saillants sous le capitule, hyalins, d'abord plissés, puis divisés en lanières pendantes . . . . . *Fimbriaria.*

§ Pédoncule à deux sillons. Appareil mâle pédonculé (deux sillons) comme l'appareil femelle.

● Thalle grand, dépourvu de chambres aérifères et de stomates, montrant à la surface un réseau irrégulier de lignes saillantes ; pas d'écailles sous le thalle. Capitule ayant jusqu'à sept ou huit lobes. *Dumortiera.*

● Thalle petit avec chambres aérifères et stomates. Capitule généralement à quatre lobes . . . . . *Bucegia.*

6 — *Radiatæ*

× Capitule à quatre rayons peu accusés. Disque mâle arrondi, non lobé. Pas de corbeilles à propagules . . . . . *Preissia.*

× Capitule présentant normalement neuf rayons très longs. Disque mâle à lobes nets (normalement huit). Corbeilles à propagules rondes . . *Marchantia.*

J'ai limité ma classification aux Marchantiées européennes, mais il serait facile d'y faire rentrer les rares genres exotiques comme *Cryptomitrium*, *Wiesnerella*, *Marchantiopsis*.

On s'étonnerait à tort de voir figurer dans les Sillonnées Inférieures le *Corbierella algeriensis*. En effet cette Marchantiée, dont Ch. Douin et L. Trabut ont fait un genre spécial, a été considérée à tort par Stephani comme appartenant au genre *Exormotheca* en raison des chambres aérifères fortement saillantes. Le capitule de ce dernier genre est porté par un pédoncule creusé d'un sillon, alors que celui du *Corbierella* est subsessile, mais présente cependant parfois un rudiment de pédoncule avec une ébauche de sillon. La constitution des deux capitules est d'ailleurs peu différente et il y a lieu de réunir ces deux genres dans un même groupe ; le *Corbierella* doit, à mon avis, être considéré comme une Marchantiée sillonnée peu évoluée.

Quant au *Fegatella*, il n'a été classé avec les deux genres précédents qu'en raison de ses involucres offrant la même constitution ; mais ces involucres sont devenus pendants par suite du développement secondaire du capitule. Quoi qu'il en soit, le genre *Fegatella* est beaucoup plus parfait que les deux autres et pourrait être mis à part.

V. Filiation des Marchantiées.

Je ne tenterai pas, pour terminer mon travail, de donner ici une filiation des Marchantiées : il me paraît beaucoup trop osé de vouloir établir des enchaînements de genres étant donné ce que nous savons de ces Hépatiques. Notons en passant que les données paléontologiques, qui seraient d'un précieux secours, sont des plus réduites.

Cependant je ne puis m'empêcher de montrer la pauvreté des essais qui ont été faits jusqu'ici et qui dénotent des connaissances superficielles sur les Marchantiées.

Lucien M. Underwood (1) a donné le premier un essai d'évolution des Hépatiques qui est des plus fantaisistes. L'étude anatomique et morphologique des Marchantiées l'aurait certainement empêché, pour ne donner qu'un exemple, de faire descendre le *Peltolepis* et le *Clevea* d'une part, le *Plagiochasma* et le *Fimbriaria* d'autre part, du *Corsinia*. Les affinités entre tous ces genres sont, comme le montre mon étude, très lointaines.

Müller (2) a lui aussi émis des idées tout à fait inexactes, faisant dériver le *Peltolepis* du *Clevea* et le *Fimbriaria* du *Plagiochasma* alors que ces genres sont séparés par une différence de la plus haute importance, l'origine de l'appareil fructifère. Un troisième rameau divergent serait constitué par le genre *Exormotheca* duquel descendrait le *Marchantia*. Ces erreurs proviennent simplement d'un mauvais point de départ. Ayant adopté les vues et la classification de Leitgeb, Müller a voulu adapter sa filiation à cette classification.

Remarquons encore que Undervood et Müller font descendre les unes des autres des plantes vivant actuellement, comme le *Peltolepis* du *Clevea* par exemple. Cette façon d'envisager l'évolution est d'autant moins admissible qu'il n'existe aucun caractère commun — à part les caractères généraux des Marchantiées — entre les genres considérés.

Enfin un dernier essai de filiation des Marchantiées a été tenté par Cavers (3).

(1) Underwood L. M. Evolution of the Hepaticæ *(Proc. Am. Assoc.*, 43, 1895, P.259).

(2) Müller K. *loc. cit.*

(3) Cavers F. The Interrelationship of Bryophyta. Marchantiaceæ *(New Phytologist*, IX, p. 157-186).

CONCLUSION

Au cours de ce travail, j'ai tout d'abord prouvé que l'accroissement du thalle des Marchantiées se faisait par le fonctionnement d'une seule « initiale » et non pas par les cloisonnements répétés d'un certain nombre de cellules disposées horizontalement au fond du sinus du thalle.

Puis, j'ai étudié la ramification du thalle et mis en évidence des types de ramification extrêmement variés, dont quelques-uns avaient jusqu'ici échappé aux Hépaticologues, celui de la « bifurcation contrariée » par exemple.

Certains de ces modes de ramification m'ont permis de saisir la véritable origine des appareils mâles et femelles. En effet, les capitules femelles portés par un pédoncule à un ou deux sillons sont encore considérés par les auteurs comme la suite directe du thalle ; or, j'ai pu montrer que tous les appareils femelles, ainsi que les appareils mâles pédonculés, étaient dus à un point végétatif spécial naissant au-dessus ou au-dessous du point végétatif du thalle.

J'ai suivi ensuite le développement d'un certain nombre de ces appareils, et j'ai pu constater que les archégones n'étaient terminaux que dans les Marchantiées Involucrées, qui sont ainsi les seules Marchantiées nettement acrogynes. J'ai montré aussi que les appareils mâles et femelles pédonculés étaient plus compliqués qu'on ne le croit généralement par suite de la présence d'un petit thalle basilaire passé inaperçu jusqu'ici. En outre, j'ai mis en évidence que les organes protecteurs des sporogones appelés « involucres » sont très différents au point de vue morphologique. Dans les Marchantiées Inférieures, ils ont entièrement la structure de thalle ; dans les Marchantiées Involucrées, ils n'ont pas cette structure ; enfin dans les Marchantiées Lobées et

Rayonnées, ils ne la présentent qu'en partie J'ai encore indiqué, au cours de ce travail, par des caractères morphologiques et physiologiques, les différences profondes qui devaient être établies entre les « lobes » et les « rayons » du capitule des Marchantiées, désignations données autrefois par Nees ab Esenbeck sur le *Marchantia polymorpha* et que les auteurs ont ensuite appliquées d'une manière contradictoire.

J'ai étudié aussi dans les capitules femelles et les disques mâles à pédoncule sillonné un dispositif d'absorption de l'eau qui n'avait encore fait l'objet d'aucun travail (alimentation directe ou indirecte).

Ces recherches m'ont apporté la preuve que — contrairement aux idées en cours — tous les appareils fructifères et tous les appareils mâles pédonculés étaient effectivement constitués par une agglomération de thalles provenant des diverses ramifications d'un même thalle initial.

Fort de toutes ces données et m'appuyant aussi sur d'autres observations critiques, j'ai pu facilement montrer que la classification actuelle des Marchantiées ne pouvait pas être adoptée ; en effet, j'ai mis en évidence qu'elle était établie en partie sur des faits inexacts et, d'autre part, sur des caractères qui ne sont pas constants. J'ai donc proposé une nouvelle classification fondée sur d'autres caractères plus importants ne prêtant à aucune ambiguité. En outre ces caractères, aussi bien par leur constance que par leur simplicité, permettent presque toujours la détermination des groupes et des genres avec une simple loupe, sinon à l'œil nu.

En somme, l'ensemble de ces recherches, qui ont trait à un groupe de végétaux spécial mais assez complexe, celui des Marchantiées, aboutit à des conclusions qui éclairent d'une manière précise ce fait général : une classification rationnelle des êtres vivants ne peut pas faire abstraction des caractères du développement.

BIBLIOGRAPHIE

[1] **Andræas** (John). — Ueber den Bau der Wand und die Oeffnungsweise des Lebermoossporogoniums. (*Flora,* Bd. 86, S. 161-213, mit Taf. XII, 1899).

[2] **Bolleter** (E). — *Fegatella conica* (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie. (*Bot. Centralblatt,* Leipzig, Beihefte XVIII, 1905, Abt. 1, p. 327-408, mit 2 Taf.).

[3] **Casarès** (Gil). — Hepaticas. (in *Flora Iberica,* Museo nacional de ciencias naturales, Madrid, 1909).

[4] **Cavers** (F.). — On the structure and biology of *Fegatella conica.* (*Annals of Botany,* Vol. XVIII, N° LXIX, January 1904).

[5] — Contribution to the biology of Hepaticæ. Part, I. *Targionia, Reboulia, Preissia, Monoclea.* (Leeds, 1904, 8°, 47 p. with 12 fig).

[6] — The Interrelationship of Bryophyta. Marchantiaceæ. (*New Phytologist,* IX, p. 157-186).

[7] **Douin** (Ch.). — Le capitule du *Marchantia polymorpha* expliqué par Leitgeb et ses disciples. (*Rev. gén. de Bot.,* T. XXXII, pp. 57-71, 1920).

[8] — et **Trabut** (L.). — Deux Hépatiques peu connues. (*Rev. gén. de Bot.,* T. XXXI, pp. 321-328, 1919).

[9] **Douin** (Ch.) et (R.). — Le *Reboulia hemispherica* Raddi. (*Rev. gén. de Bot.,* T. XXX, p. 135, 1918).

[10] **Douin** (R.). — Le Sporophyte chez les Hépatiques. (*Rev. gén. de Bot.,* T. XXIV, 1912).

[11] — Sur les dispositifs de l'absorption de l'eau dans le capitule femelle et le disque mâle des Marchantiées. (*Comptes rendus des séances de l'Ac. des Sc.,* T. CLVII, p. 997, 1913).

[12] — Sur le développement de l'appareil fructifère des Marchantiées. (*Comptes rendus des séances de l'Ac. des Sc.,* T. CLVIII, p. 1435, 1914).

[13] **Dumortier.** — Hepaticæ europeæ (p. 147 et suiv., 1874).

[14] **Evans** (Al. W.). — Contributions from the United States National Herbarium. (Vol. 20, part. 8, 1920. The north american species of *Asterella*).

[15] **Gœbel** (K.). — Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. *(Arbeit des bot. Instituts in Würzburg,* S. 259, 1882).

[16] — Zur Kenntniss und Verbreitung der Marchantiaceengattung *Exormotheca. (Flora,* Bd. 95, S. 244-250, 1905).

[17] **Gottsche, Lindenberg** et **Nees ab Esenbeck**. — Synopsis Hepaticarum. (p. 507 et suiv., 1846).

[18] **Graham Margaret.** — The developpment of the sporogonium and adjacent tissues of the gametophore of *Conocephalus conicus. (Bull. Torr. Bot., Club.* XXXVI, 1909, p. 615-623, pl. 30-33).

[19] **Hofmeister.** — Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Gymnospermen. (mit 33 Taf., Leipzig, 1851).

[20] **Howe** (M. A.). — The Hepaticæ and Anthocerotes of California. *(Memoirs of the Torrey Bot. Club.*, Vol. VII, 1899).

[21] **Kny** (L.). — Ueber ächte und falsche Dichotomie in Pflanzenreiche. *(Bot. Zeit.,* 1872, S. 699).

[22] — Bau und Entwickelung der *Marchantia polymorpha*. (Sonderabdruck aus dem Text der VIII Abteilung der *Botanischen Wandtafeln,* 1890).

[23] **Lacouture.** — Les Hépatiques de la France (Paris, 1905).

[24] **Leitgeb** (H.). — Die Inflorescenzen der Marchantiaceen. *(Sitzb. der K. Akad. der Wissensch.* Bd. LXXXI, 1 Abt., 1880).

[25] — Untersuchungen über die Lebermoose. (Heft VI). Die Marchantiaceen und allgemeine Bemerkungen über Lebermoose (158 S., 4°, mit 11 lith. Taf., Graz, 1881).

[26] **Lesage.** — Sur le balancement organique entre le pédicelle du chapeau femelle et le pédicelle du sporogone dans les Marchantiées. *(Bull. Soc. Médic. Ouest,* XIX, 1910, pp. 1-4).

[27] — Balancement organique entre le pédicelle du chapeau femelle et le pédicelle du sporogone dans le *Lunularia vulgaris. (C. R. Ac. des Sc.*, T. CLX, pp. 679-681, 1915).

[28] **Macvicar** (S.). — The Student's Handbook of British Hepatics. (Eastbourne, 1912).

[29] **Marchal** (El. et Em.). — Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les Mousses dioïques. *(Mém. cour. par Cl. Sc. Ac. Roy. de Belgique,* 2 séries, T. I, 1906).

[30] **Massalongo** (C.). — Le Marchantiaceæ della Flora europea. (*Atti del reale Instituto Veneto di scienze, lettere ed arti,* 1915-1916, T. LXXV, parte secunda).

[31] **Mirbel.** — Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha.* (*Mém. de l'Ac. des Sc. de l'Institut de France,* 1835).

[32] **Müller** (K.). — Die Lebermoose Deutschlands, Œsterreichs und der Schweiz. (in Dr L. Rabenhorst's *Kryptogamen Flora,* Leipzig, 1906-1911).

[33] **Schiffner** (V.). — Morphologische und biologische Untersuchungen über die Gattungen *Grimaldia* und *Neesiella.* (*Hedwigia,* XLVII, 1908, p. 306-320, Taf. VIII).

[34] — Die Lebermoose. (in Engler und Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* Leipzig, 1909).

[35] **Solms Laubach.** — Ueber *Exormotheca* Mitt., eine wenig bekannte Marchantiaceengattung. (*Bot. Zeit.*, 1897, S. 1-16, Taf. 1).

[36] **Spruce** (R.). — Hepaticæ of the Amazon and of the Andes, of Peru and Ecuador. (London, 1885).

[37] **Stephani.** — Species Hepaticarum (en cours de publication depuis 1900 dans le *Bulletin de l'Herbier Boissier).*

[38] **Underwood** (L. M.). — Evolution of the Hepaticæ. (*Proc. Am. Assoc.*, 43, 1895, P. 259).

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche 17

Photographie I. — Coupe longitudinale d'un thalle stérile du *Lunularia* montrant l'initiale et les cellules provenant de ses cloisonnements sur ses faces inférieure et supérieure. On voit à droite les écailles protectrices du point végétatif qui se recourbent sur le thalle. × 383.

Photographie II. — Coupe horizontale dans l'extrémité d'un thalle du *Lunularia* montrant au fond du sinus de ce thalle l'initiale et les cellules provenant de ses cloisonnements sur ses faces latérales. Dans le sinus du thalle se trouvent les écailles protectrices du point végétatif coupées transversalement. × 383.

Planche 18

Photographie I. — Coupe horizontale dans l'extrémité d'un thalle du *Marchantia polymorpha* montrant au milieu des sinus du thalle un jeune appareil femelle. Cette photographie montre encore, en bas, quatre rangées d'écailles disposées en W et qui sont l'indice d'un commencement de bifurcation représenté sur la photographie II. × 316.

Photographie II. — Coupe parallèle et supérieure à celle de la photographie I montrant, protégés par des écailles coupées transversalement, deux saillies arrondies et trois sinus ; les deux saillies ne sont pas autre chose que les deux petits lobes du début d'une bifurcation et celle-ci aurait été « contrariée » par le développement de l'appareil femelle qui a pris naissance au-dessous. × 316.

Planche 19

Photographie I. — Coupe longitudinale d'un thalle du *Plagiochasma* sur lequel avait pris naissance une androecie ; on voit à la partie supérieure de celle-ci une jeune anthéridie formée seulement de deux cellules. Au-dessous de l'androecie se trouve le point végétatif du thalle qui aurait continué à fonctionner. × 383.

Photographie II. — Coupe longitudinale d'un thalle du *Plagiochasma* montrant une androecie âgée dont on remarquera la forme aplatie et plus élevée en arrière (à gauche sur la phot.) qu'en avant. On voit aussi une série d'anthéridies à différents états de développement ; l'une d'entre elles (celle de gauche) est complètement mûre et la plupart des anthérozoïdes ont déjà été mis en liberté. × 48.

Planche 20

Photographie I. — Coupe longitudinale d'une androecie du *Fegatella* montrant cinq anthéridies à différents stades de développement ; elles sont d'autant plus âgées qu'elles sont plus éloignées du point végétatif (à droite). On remarquera aussi la protection de l'androecie, au-dessus par le thalle, en avant par des écailles. × 120.

Photographie II. — Coupe longitudinale d'un thalle du *Plagiochasma* montrant un très jeune appareil femelle et au-dessous l'initiale du thalle et les cellules résultant de ses cloisonnements sur ses faces inférieure et supérieure. × 383.

Planche 21

Photographie I. — Coupe longitudinale d'un très jeune appareil femelle du *Lunularia* encore réduit à un petit mamelon sur lequel se développent les archégones; ceux-ci sont d'abord dressés comme le montre bien celui qui est intéressé par la coupe et dont l'oosphère et la cellule du canal sont très nets. Le jeune appareil est bien protégé par de nombreuses écailles et par le thalle qui continue à s'allonger au-dessus de lui. × 383.

Photographie II. — Coupe transversale d'un jeune capitule du *Lunularia* montrant nettement quatre places à archégones. × 198.

Photographie III. — Coupe longitudinale d'un jeune appareil femelle du *Lunularia;* la coupe passe par deux places à archégones ; au cours du développement, ces derniers ont été peu à peu rejetés latéralement jusqu'à devenir horizontaux. × 91.

Planche 22

Photographie I. — Coupe longitudinale d'un thalle du *Reboulia* à l'extrémité duquel s'est développé un jeune appareil femelle qui apparaît sous la forme d'un petit mamelon arrondi protégé par des écailles. × 393.

Photographie II. — Coupe longitudinale d'un appareil femelle du *Reboulia* en voie de développement. L'accroissement du capitule a rejeté sur le côté les archégones primitivement dressés, qui peu à peu sont devenus pendants ; on en voit un à gauche du pédoncule du chapeau et à droite une cavité pilifère est en voie de formation. La coupe montre encore le pédoncule très court et la collerette qui se fend en écailles pendantes. Le sillon pédonculaire est déjà formé (au milieu du pédoncule) mais les cavités pilifères n'ont pas encore donné de poils absorbants. × 100.

Planche 23

Photographie I. — Coupe longitudinale d'un jeune appareil femelle du *Marchantia polymorpha*. Le thalle continue à s'allonger quelque peu (en haut et à gauche de la phot.) au-dessus de l'appareil qui est bien protégé par les écailles qui se recourbent sur lui. × 316.

Photographie II. — Coupe transversale d'un jeune capitule du *Marchantia polymorpha* montrant (la coupe est légèrement oblique) six des huit sommets végétatifs que l'on peut retrouver dans ce capitule ; autour de lui se trouvent les écailles protectrices, à droite et à gauche les lobes du thalle. × 316.

Planche 24

Photographie I. — Partie droite de la coupe longitudinale d'un appareil femelle du *Marchantia polymorpha*. L'appareil était en voie de développement et les archégones sont subterminaux et disposés horizontalement, le plus âgé au-dessus des autres. × 393.

Photographie II. — Coupe transversale d'un appareil femelle du *Marchantia polymorpha* déjà bien développé montrant au centre le pédoncule et ses deux sillons et tout autour les rayons (on en voit seulement huit dans la coupe, celle-ci étant légèrement oblique) ; entre les rayons se trouvent les archégones coupés transversalement et disposés en séries centripètes. On voit encore autour de l'appareil femelle les écailles protectrices. × 124.

Planche 25

Photographie I. — Coupe transversale d'un capitule du *Fegatella* au niveau du point d'insertion du capitule sur le pédoncule. Ce dernier est à ce niveau

encore soudé au capitule en trois endroits et l'on voit les poils absorbants qui naissent de la face interne du chapeau ; le sillon est nettement visible à la partie postérieure du pédoncule (en haut sur la photographie) et montre le faisceau de rhizoïdes qui descendait au sol. A la périphérie se trouvent inclus dans le capitule les sporogones coupés au niveau de leur racine et enveloppés par la coiffe. × 66.

Photographie II. — Coupe parallèle et inférieure à celle de la photographie I. Le pédoncule et son sillon rempli de rhizoïdes sont parfaitement individualisés ; les poils absorbants qui naissent de la paroi du capitule tournent à peu près horizontalement autour du pédoncule formant un véritable manchon. × 66.

Planche 26

Photographie I. — Coupe parallèle et très inférieure à celles de la Pl. 25. A ce niveau les poils absorbants sont pendants contre la paroi interne du capitule et les sporogones sont coupés à travers leur pédicelle. × 66.

Photographie II. — Coupe longitudinale d'un capitule du *Fegatella* passant par le sillon pédonculaire dans lequel se trouve un gros faisceau de rhizoïdes. On voit que dans la cavité circulaire formée par le capitule qui est comme invaginé autour du pédoncule, les poils absorbants sont d'abord horizontaux dans la partie supérieure, puis obliques et finalement pendants dans la partie inférieure. A gauche se trouve un sporogone entièrement développé montrant sa racine de forme conique, son pédoncule détaché de la racine et sa capsule ; à droite un jeune sporogone arrêté dans son développement. × 56.

Planche 27

Photographie I. — Coupe transversale d'un capitule du *Sauteria* montrant les quatre involucres qui le constituent et au centre le pédoncule et son sillon. On voit autour du pédoncule une véritable couronne de poils absorbants nés dans la partie des régions interinvolucrales qui avoisine le pédoncule. Les deux régions pilifères postérieures (celles qui sont dans la partie supérieure de la photographie) envoient seules des rhizoïdes dans le sillon pédonculaire. × 73.

Photographie II. — Coupe transversale d'un capitule de *Peltolepis* montrant sept involucres et sept régions pilifères (cinq seulement d'entre elles sont nettes dans cette coupe ; les deux autres se voient parfaitement dans les coupes suivantes de la série). Il est facile de constater que chaque région pilifère envoie ses poils absorbants dans le sillon droit ou dans le sillon gauche et que seule la région pilifère postérieure (en haut de la photographie) envoie des poils absorbants dans l'un et l'autre sillon. L'ensemble des rhizoïdes forme un manchon autour du pédoncule. × 73.

Planche 28

Photographie I. — Coupe transversale d'un capitule du *Fimbriaria Lindenbergiana* montrant quatre cavités pilifères alternant avec des sporogones dont deux seulement sont visibles sur cette coupe. On voit au centre le pédoncule et son sillon largement ouvert ; autour du pédoncule se trouve la collerette et autour de celle-ci un manchon de poils absorbants. La cavité postérieure ou cavité principale (en haut de la photographie) donne naissance à trois faisceaux de rhizoïdes, l'un d'eux descend dans le sillon pédonculaire pendant que les autres se mettent au contact de ceux qui sont issus des cavités secondaires ; chacune de celles-ci ne donne que deux faisceaux de poils absorbants. × 70.

Photographie II. — Coupe longitudinale d'un capitule du *Fimbriaria Lindenbergiana* passant par la cavité postérieure et le sillon pédonculaire. On voit, à droite, descendant dans le sillon, le faisceau de poils absorbants issus de la cavité postérieure, à gauche le manchon de rhizoïdes coupé transversalement ; de chaque côté du pédoncule pendent les écailles de la collerette. × 70.

Planche 29

Photographie I. — Coupe transversale d'un capitule du *Preissia* montrant les quatre cavités pilifères allongées qui alternent avec les quatre involucres ; ceux de droite renferment chacun un sporogone. Au centre se trouvent le pédoncule et ses deux sillons : le sillon droit est unique tandis que le gauche est divisé en deux (cela tient à l'obliquité de la coupe : le sillon droit est divisé dans les coupes supérieures tandis que le gauche est unique dans les coupes inférieures). Dans chaque cavité naissent deux faisceaux de poils absorbants qui sont bien visibles dans les cavités postérieure (en haut de la photographie) et latérale gauche. On voit encore autour du pédoncule les crêtes de la collerette. × 48.

Photographie II. — Coupe longitudinale d'un capitule du *Preissia*. Cette photographie montre les deux sillons du pédoncule et deux cavités pilifères coupées longitudinalement et remplies de poils absorbants. × 48.

Planche 30

Photographie I. — Coupe transversale d'un capitule du *Marchantia polymorpha* passant légèrement au-dessus du point d'insertion du capitule sur le pédoncule et montrant les neuf cavités pilifères ainsi que les faisceaux de poils absorbants qui prennent naissance deux par deux dans ces cavités (on remarquera sur la photographie deux cavités dans lesquelles les deux faisceaux sont particulièrement distincts). × 48.

Photographie II. — Coupe transversale du même capitule passant au-dessous de la précédente. On voit encore les neuf cavités pilifères et au centre le pédoncule dont les sillons se sont bifurqués chacun deux fois : on a ainsi de chaque côté du plan de symétrie du capitule quatre sillons largement ouverts. La cavité postérieure (à gauche sur la photographie) envoie un faisceau de poils absorbants dans le sillon postérieur droit et un faisceau dans le sillon postérieur gauche. × 48.

Planche 31

Photographie I. — Coupe transversale du même capitule du *Marchantia polymorpha* inférieure à celle représentée sur la photographie II de la planche 30. Elle montre bien les huit involucres et quelques sporogones et au centre les deux sillons pédonculaires, qui sont bifurqués une fois seulement ; le sillon gauche est largement ouvert alors que le droit est fermé. × 48.

Photographie II. — Coupe transversale d'un disque mâle du *Preissia* montrant la disposition des poils absorbants dans la partie inféro-postérieure du disque. × 48.

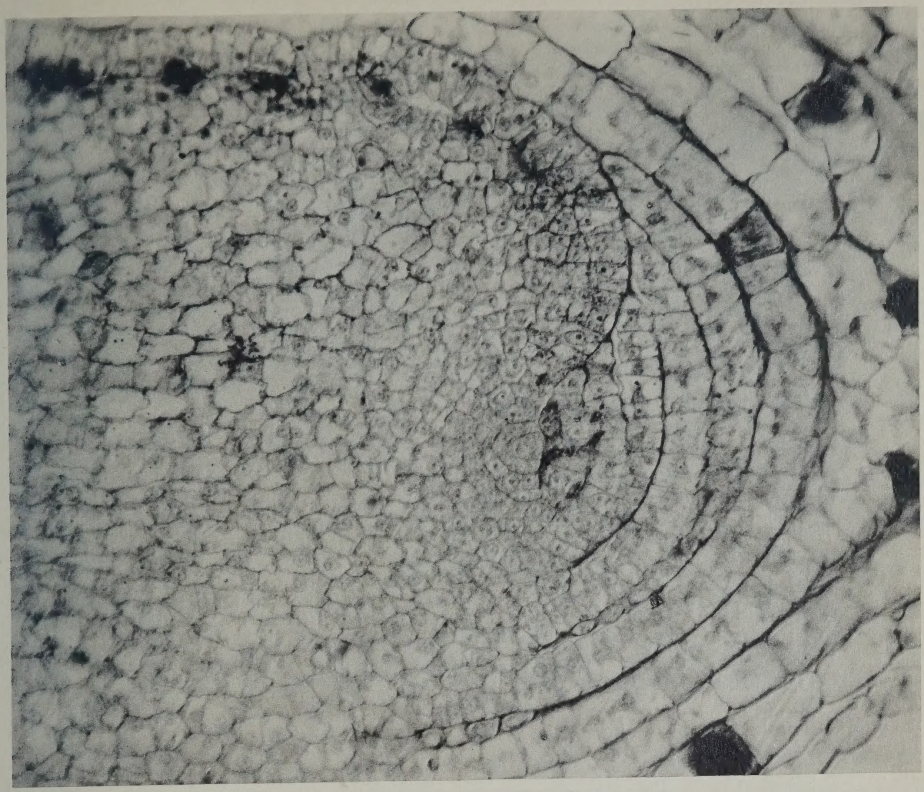
Planche 32

Photographie I. — Coupe transversale du même disque mâle du *Preissia* montrant les deux sillons pédonculaires qui commencent à s'individualiser (cette photographie est orientée perpendiculairement à la photographie II de la planche 31). × 48.

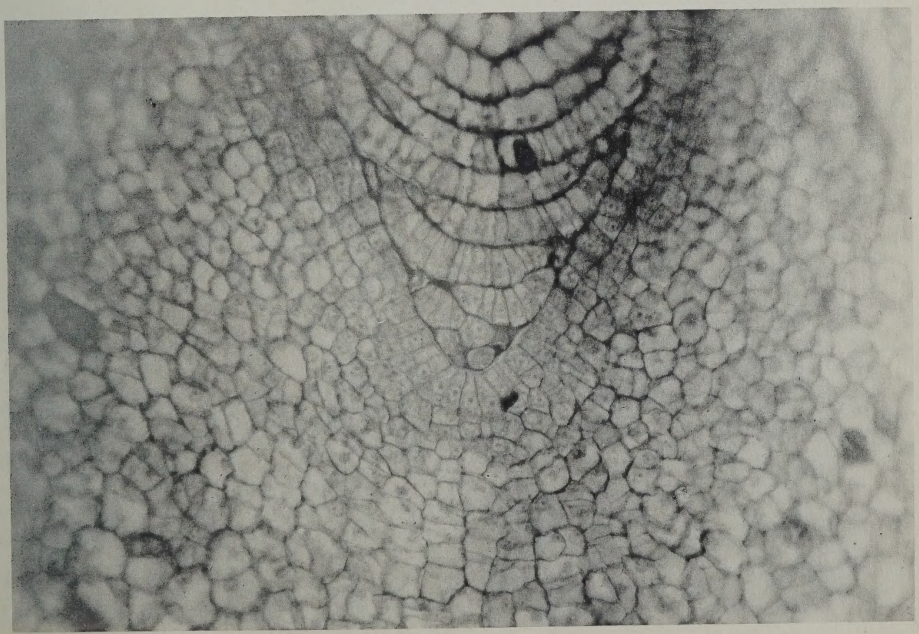
Photographie II. — Coupe transversale dans la partie inférieure d'un disque mâle du *Marchantia polymorpha* montrant les deux sillons pédonculaires bifurqués une fois. × 48.

Photographie III. — Coupe transversale du même disque mâle du *Marchantia polymorpha* (ce disque présentait onze lobes alors que normalement on n'en trouve que huit). La coupe est orientée perpendiculairement à la précédente et montre onze régions pilifères, cinq du côté droit du plan de symétrie (partie supérieure de la photographie) et six du côté gauche, qui sont le résultat des bifurcations successives des deux sillons du pédoncule. × 48.

Nemours. — Imprimerie nemourienne, Henri Bouloy.

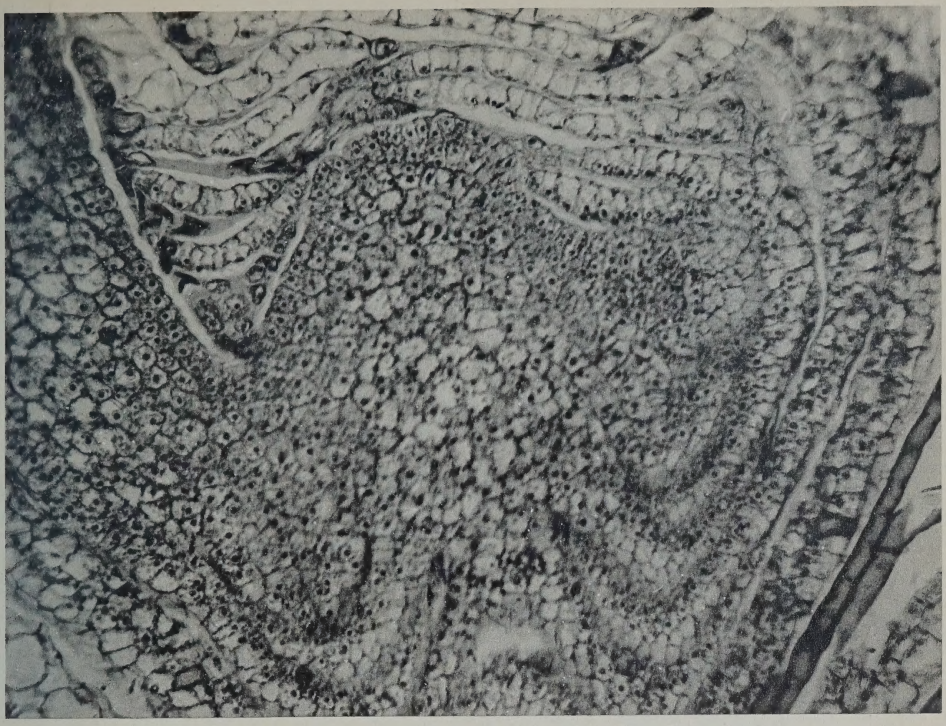


I

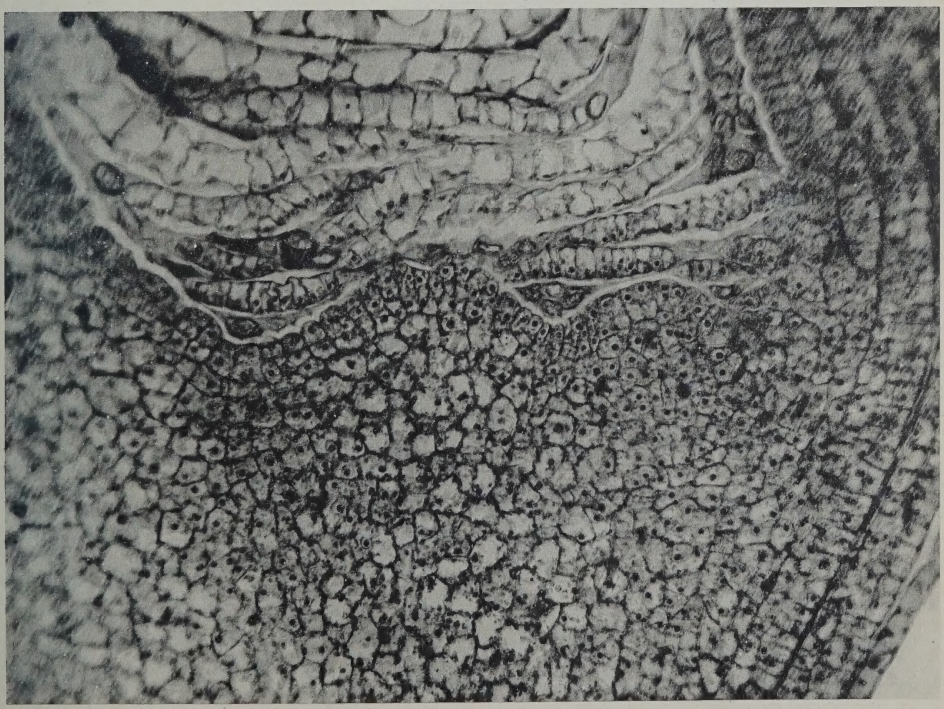


R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Lunularia



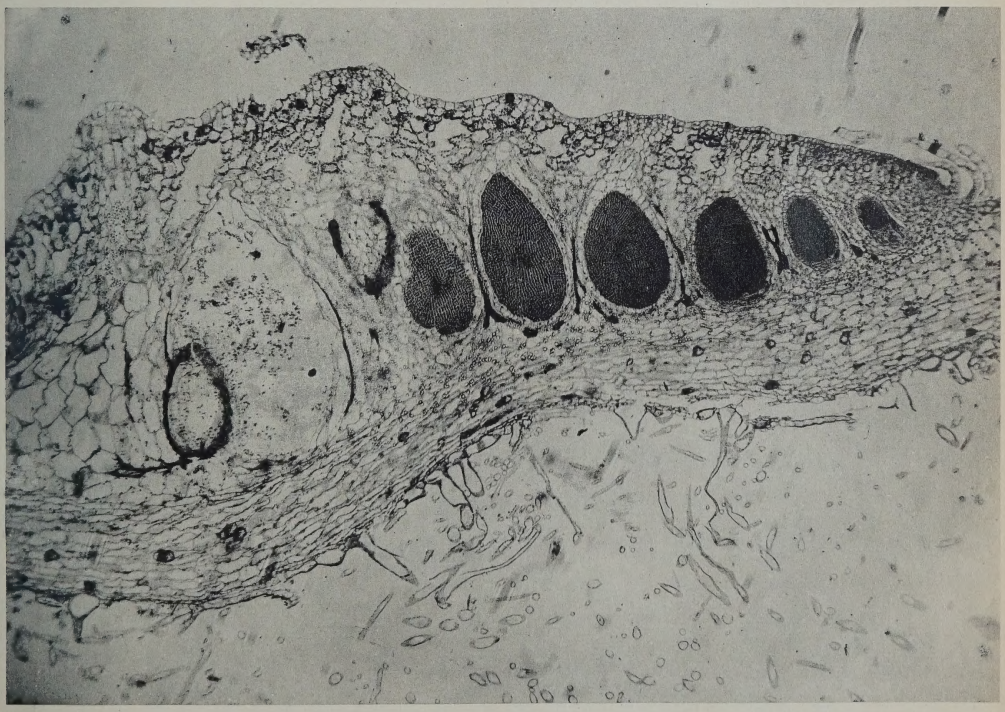
I



R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

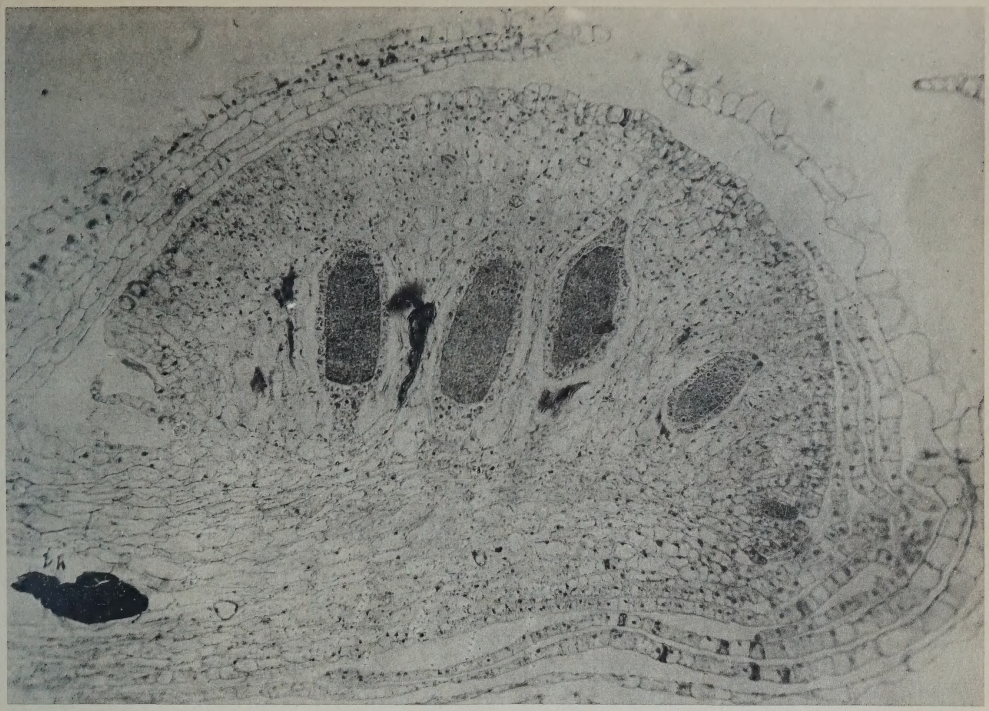
Marchantia

I

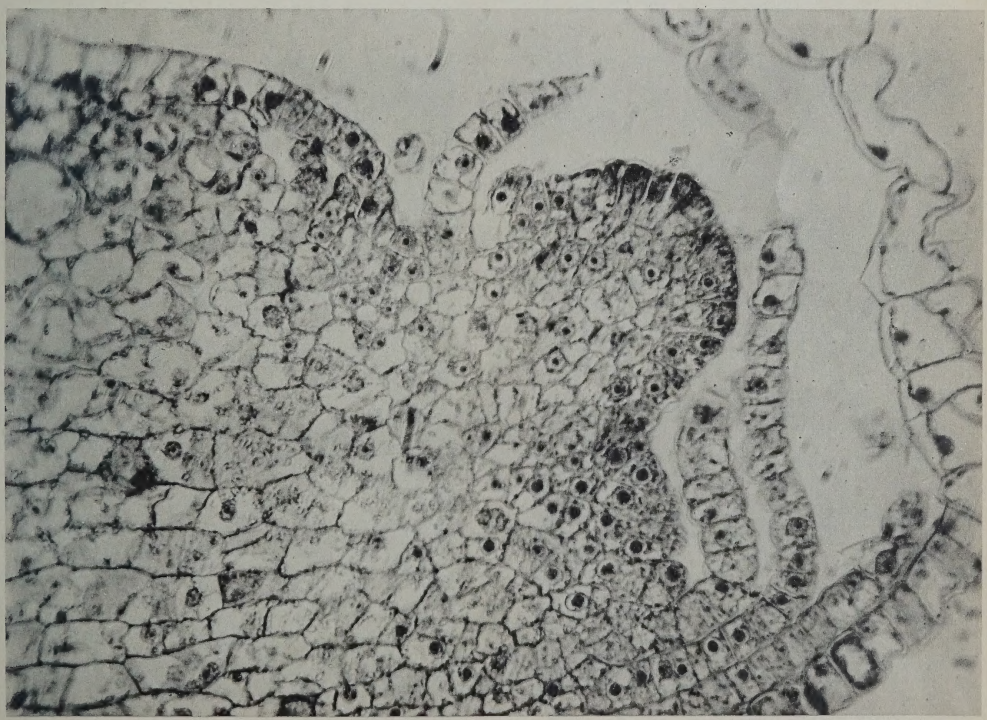


R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Plagiochasma

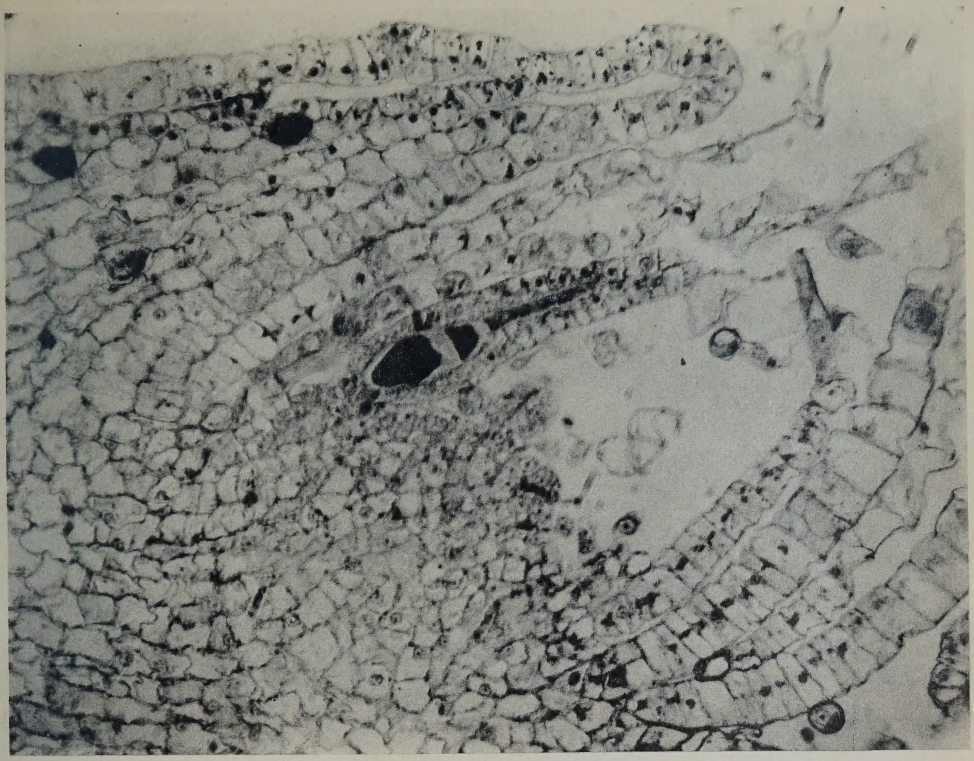


I

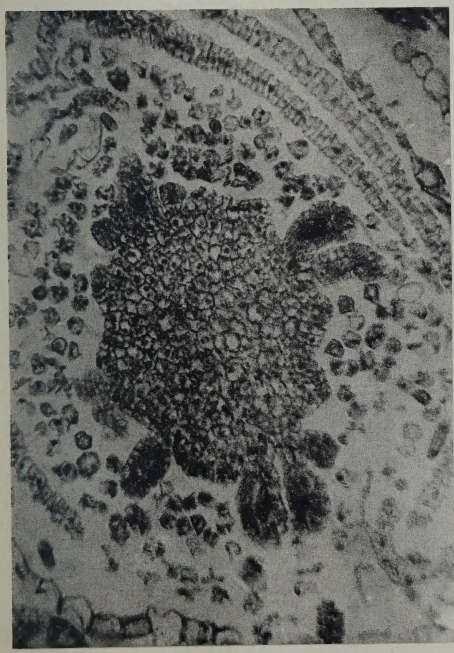


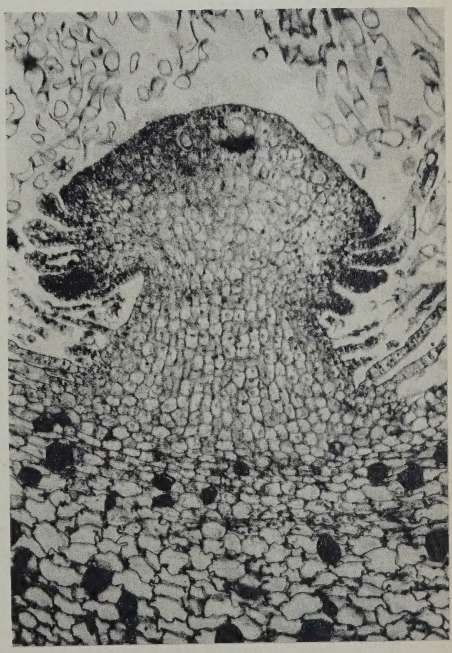
R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Fegatella, Plagiochasma



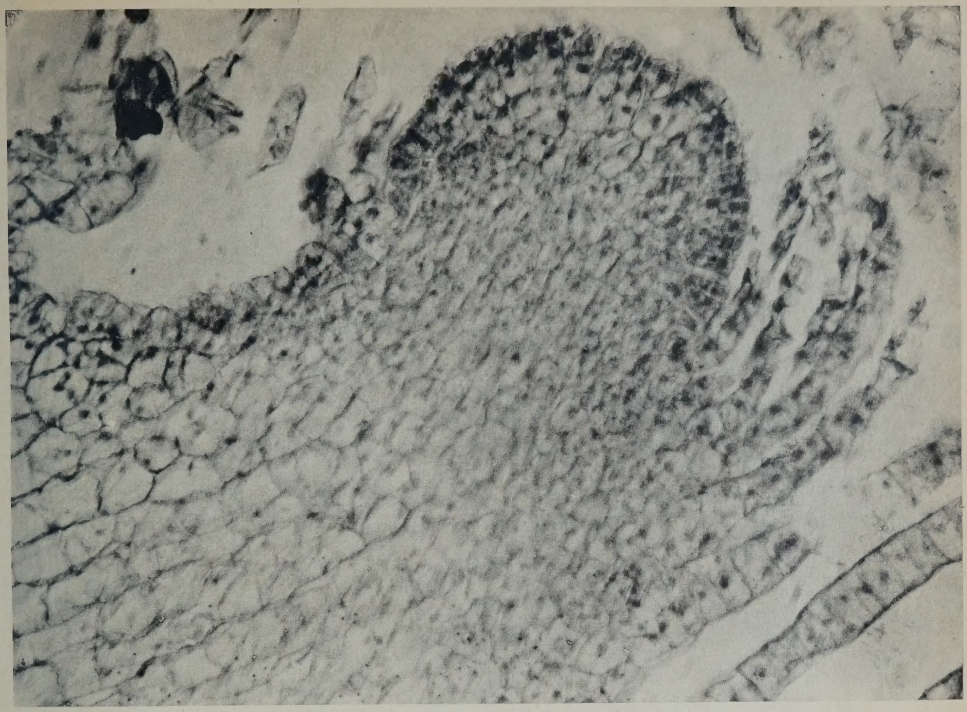
I



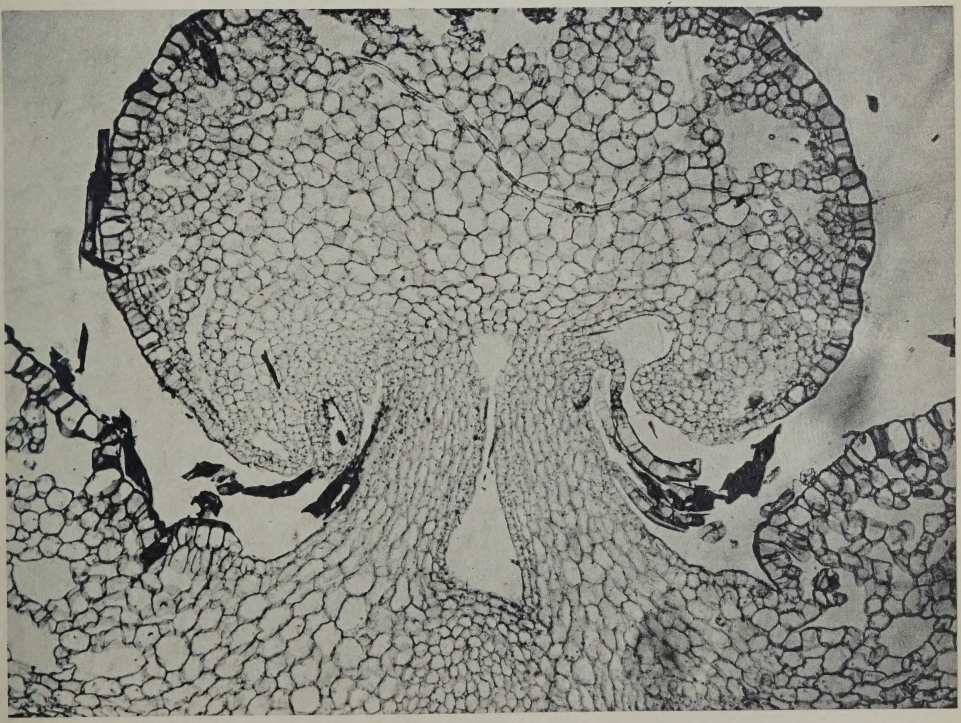


R. Douin, phot. II III Le Deley, imp.

Lunularia

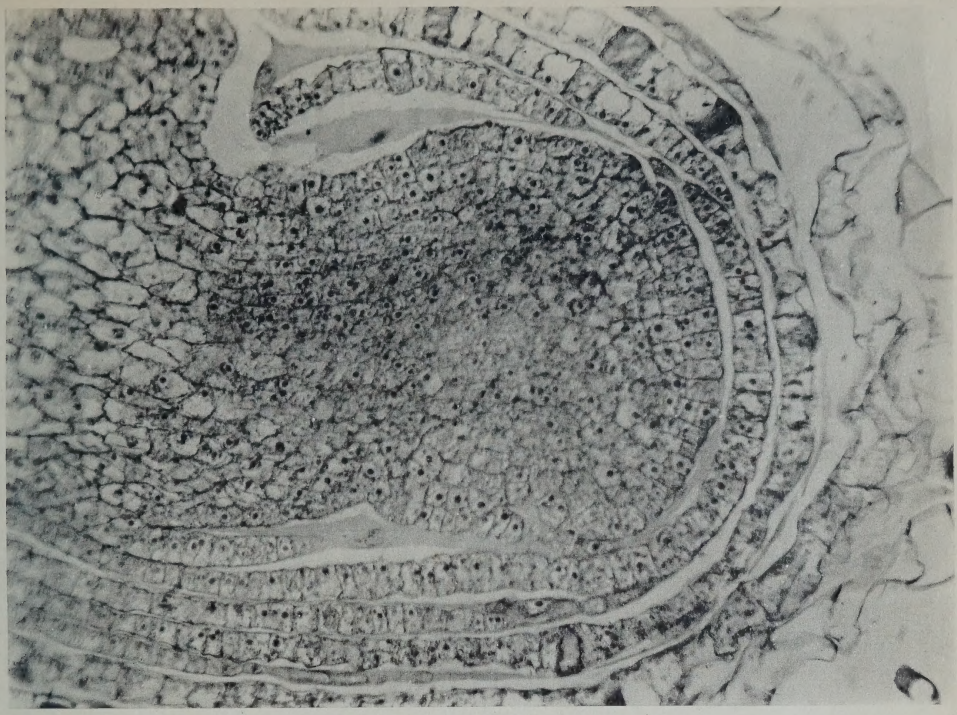


I



R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Reboulia

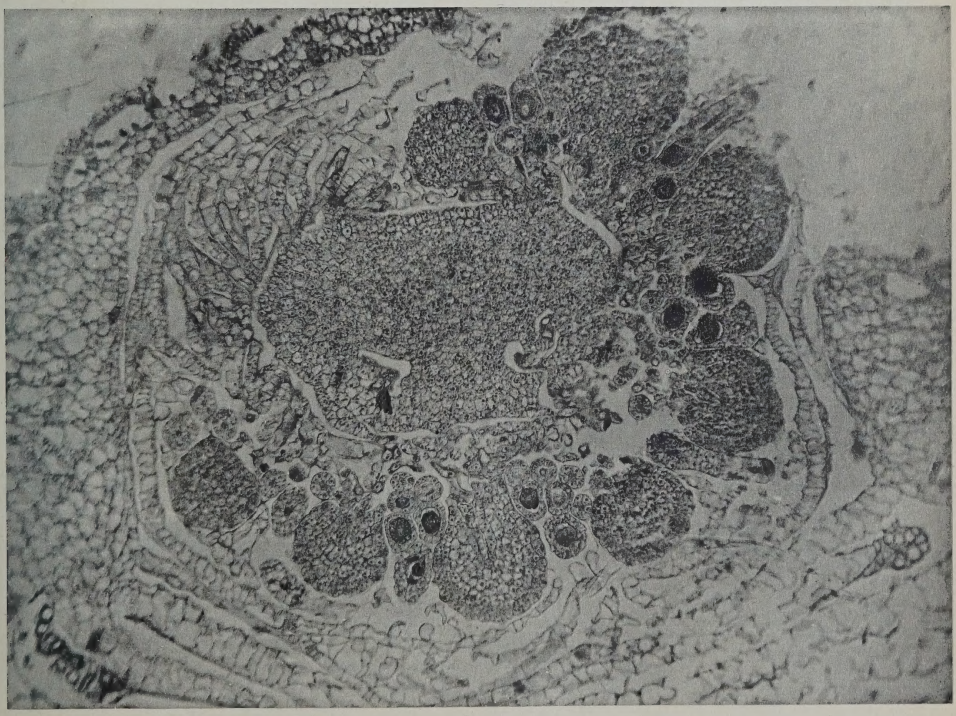


I

R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

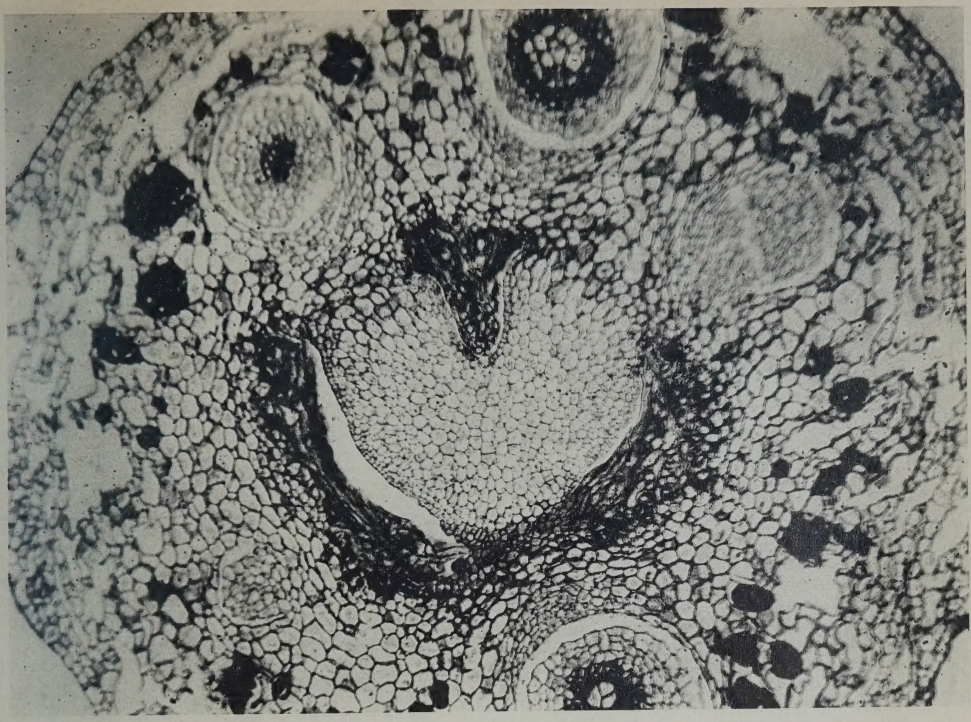
Marchantia

I

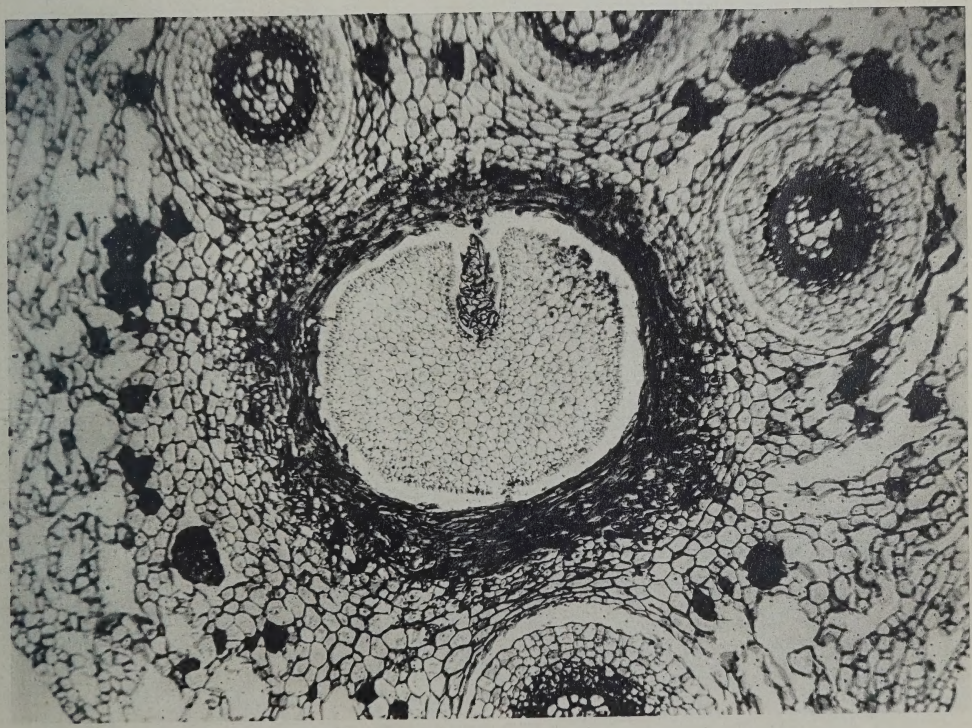


R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Marchantia

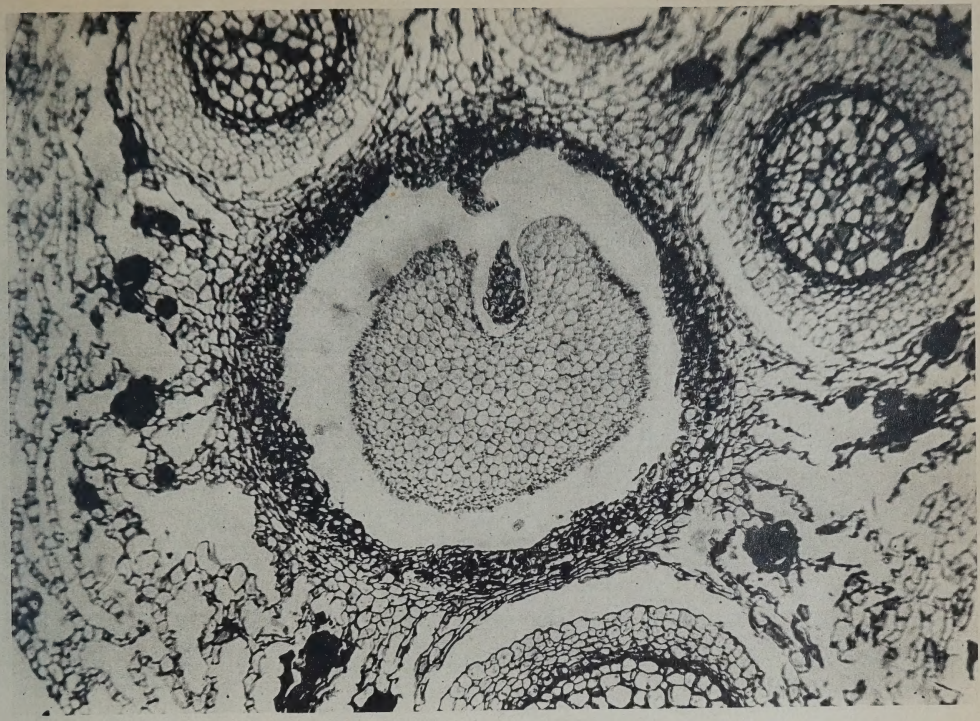


I



R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

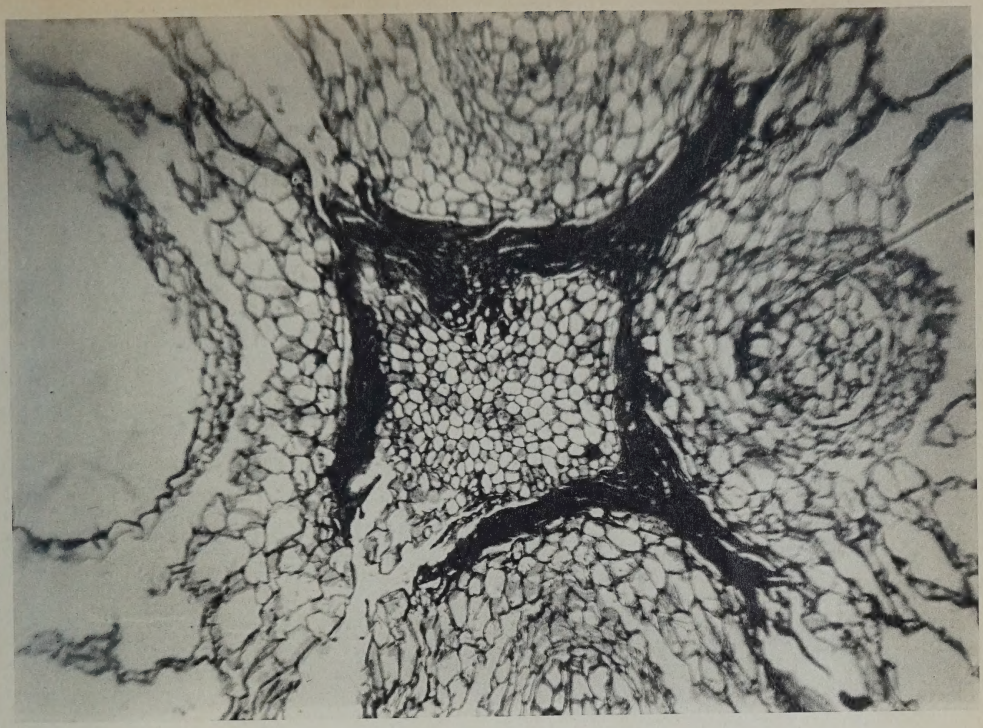
Fegatella



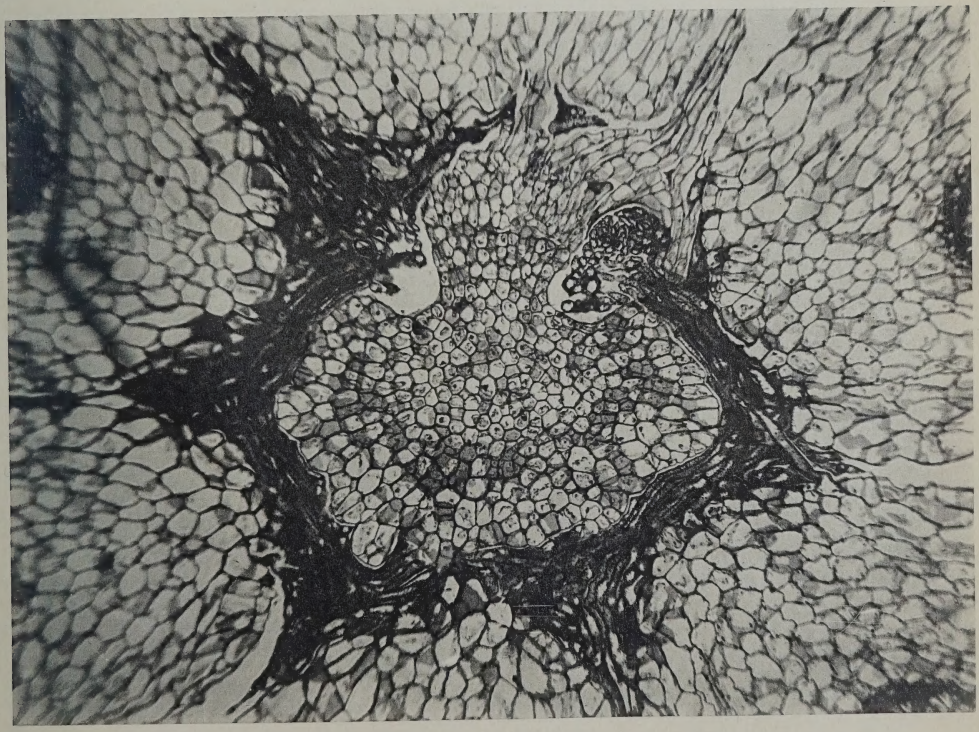
I

R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Fegatella

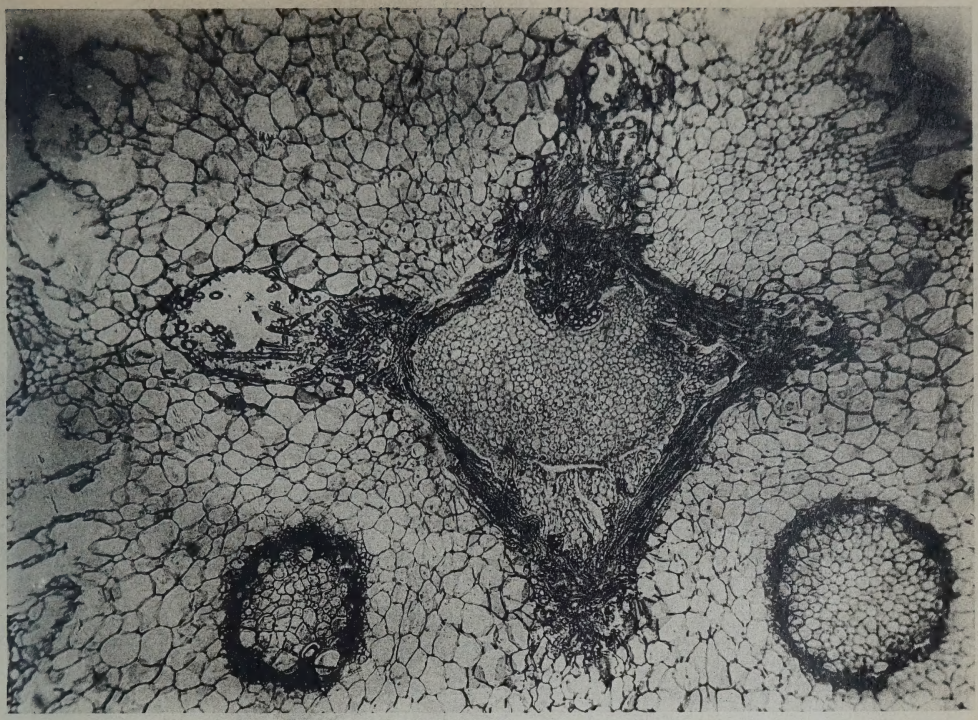


I



R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

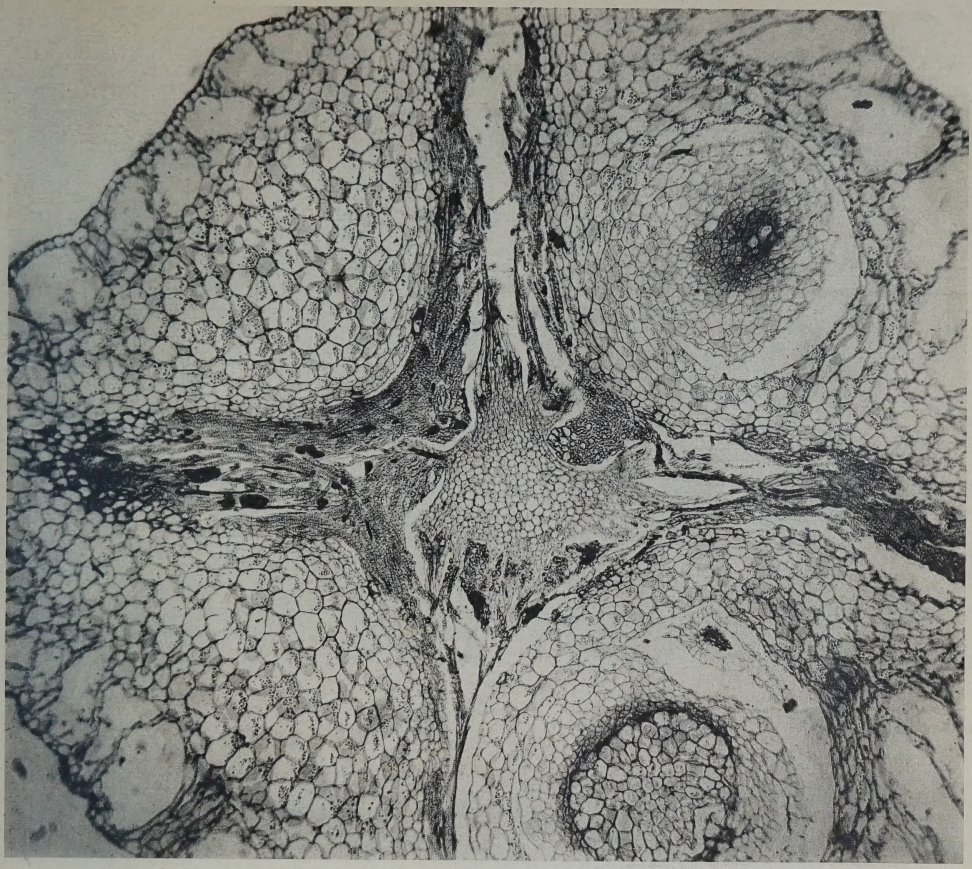
Sauteria, Peltolepis



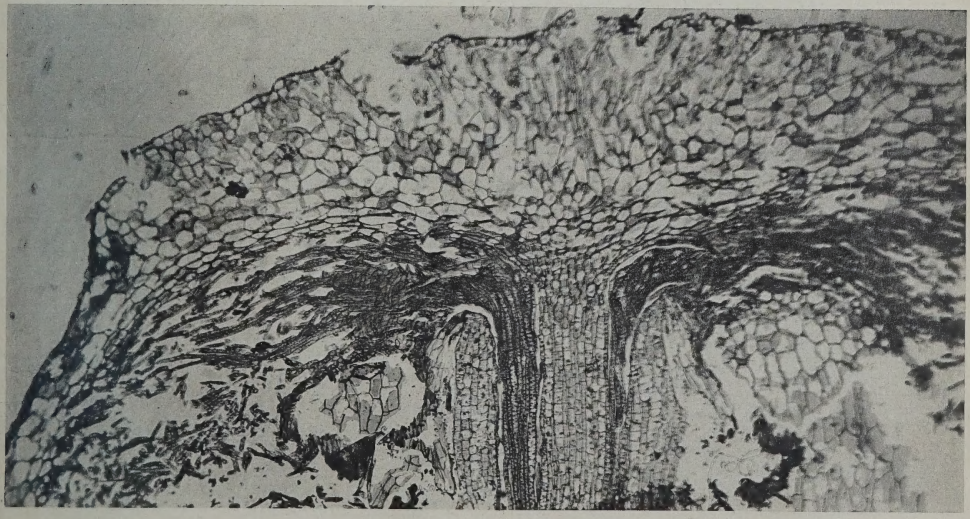
I

R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Fimbriaria

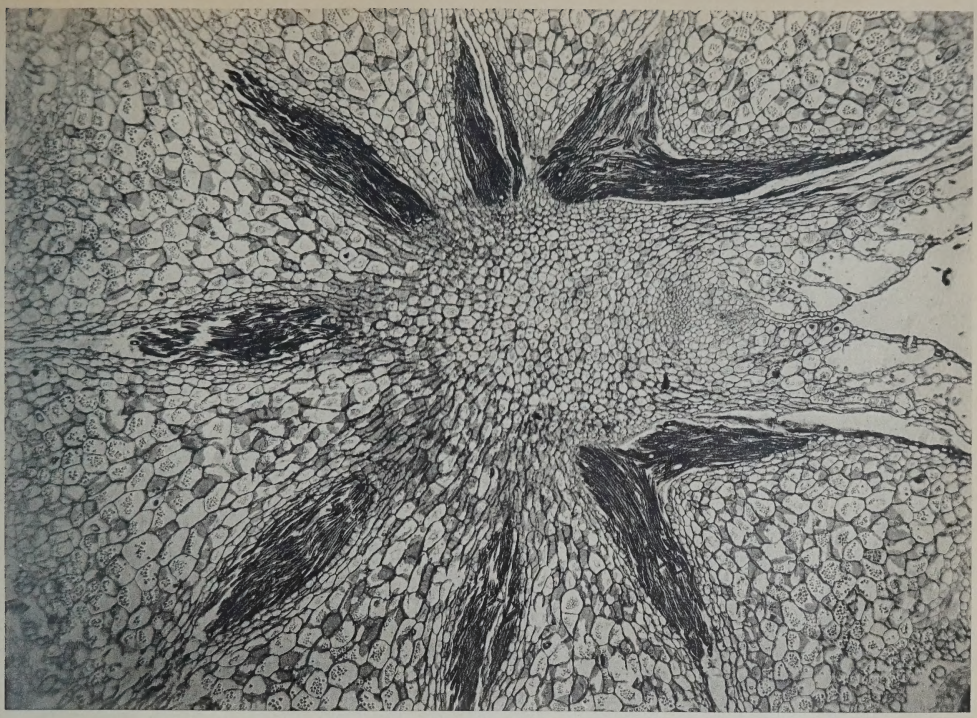


I

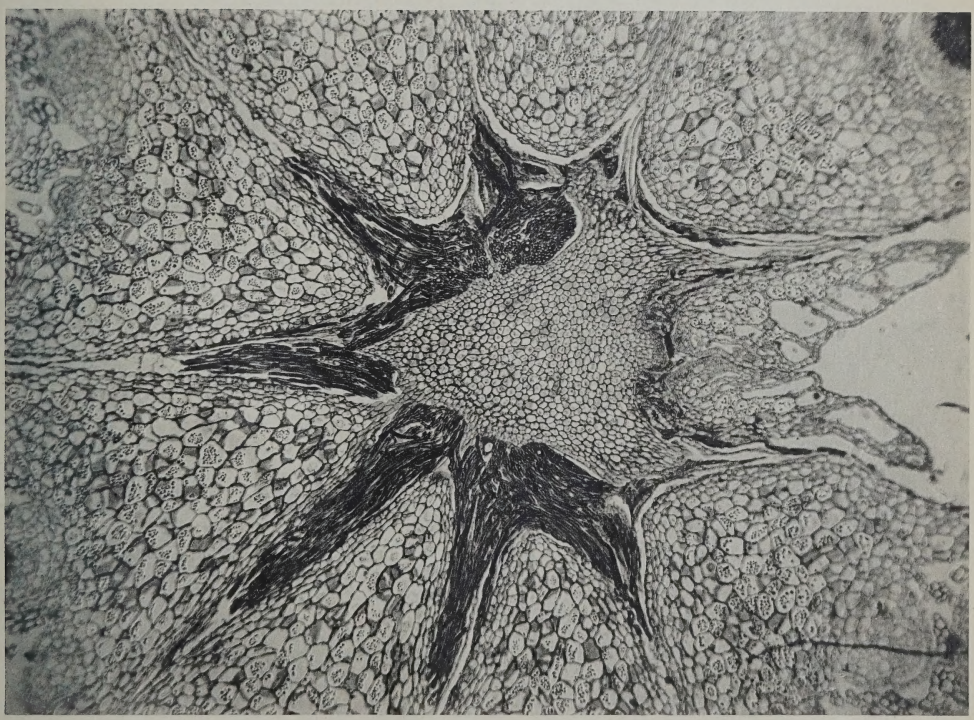


R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Preissia

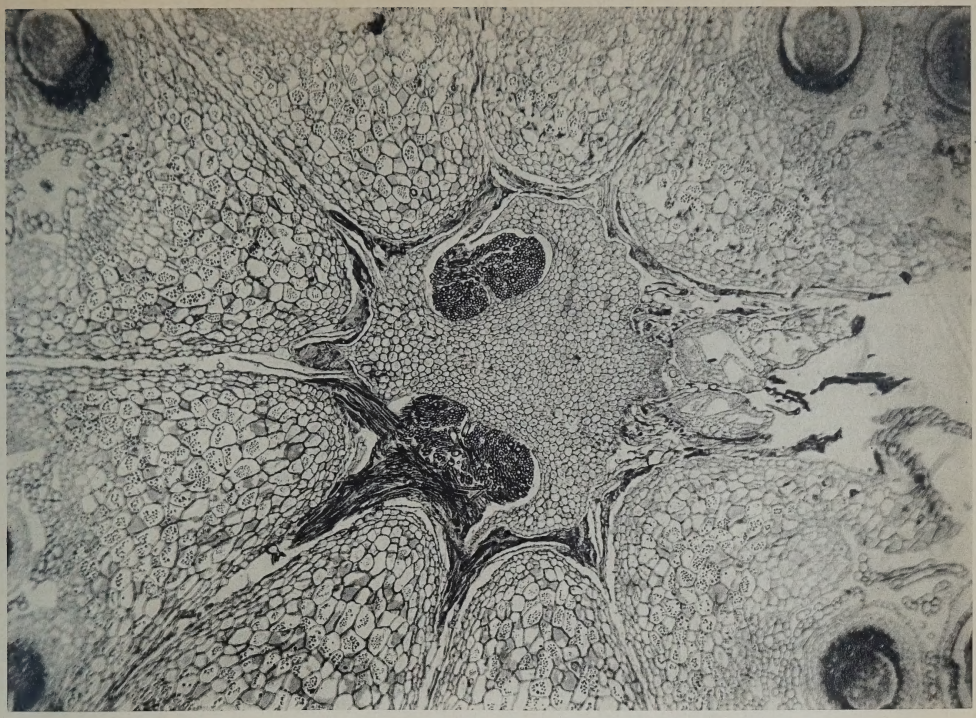


I

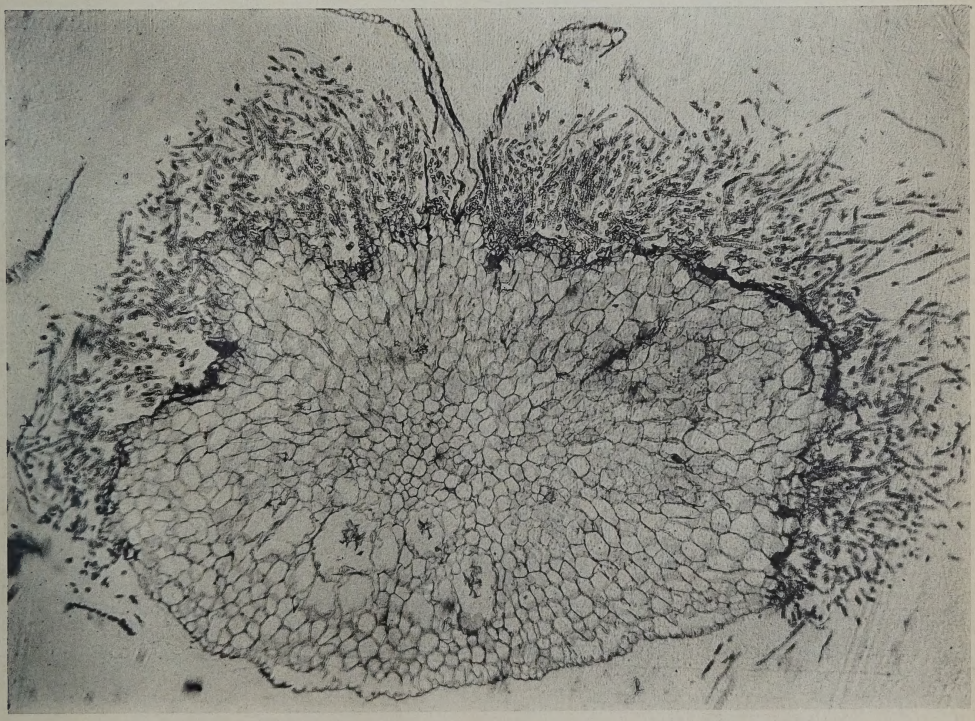


R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

Marchantia

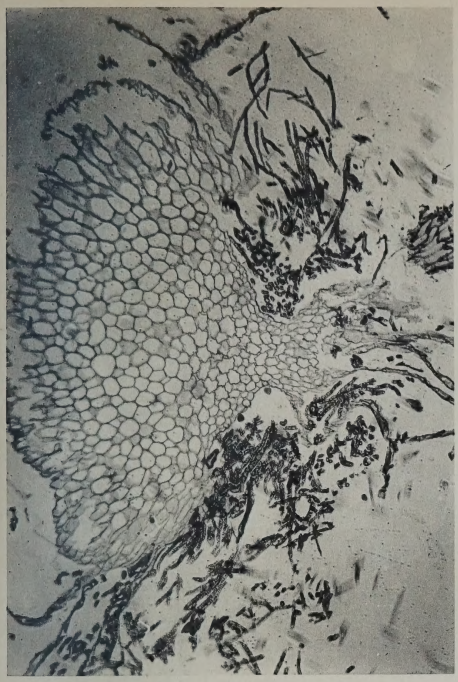


I

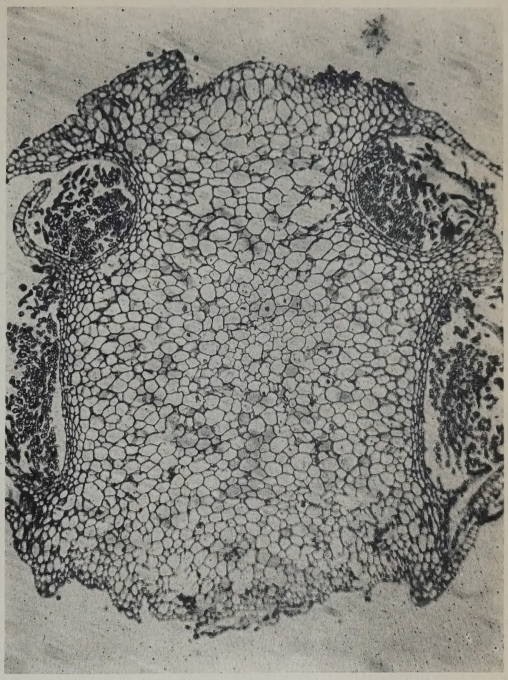


R. Douin, phot. II Le Deley, imp.

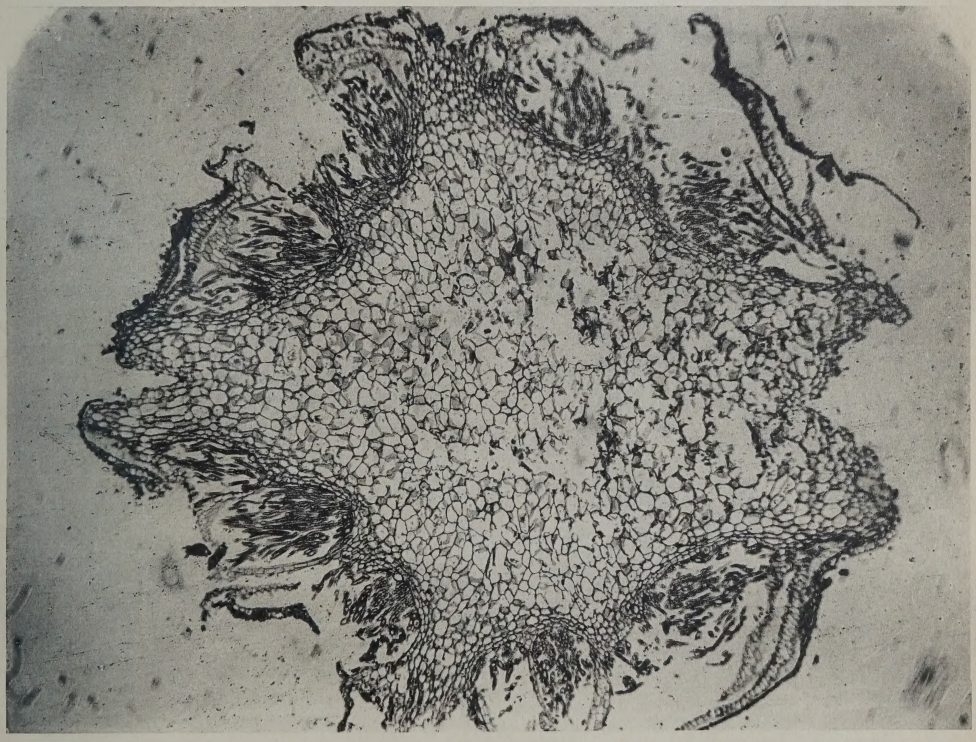
Marchantia, Preissia



I



II



R. Douin, phot. III Le Deley, imp.

Preissia, Marchantia

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU

194216

Author Douin, Robert

Bot
D.

Title Recherches sur les Marchantiées.

DATE.

NAME OF BORROWER.